

THÈSE

présentée

à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon

pour obtenir

le diplôme de Docteur du 3^e Cycle en Biologie Animale Appliquée

par

Jacques COULON

LA THERMOGENÈSE LARVAIRE DE BOMBYX MORI (L.) ET SES MODIFICATIONS EN FONCTION DU JEUNE

Soutenue le 8 ^{Min} ~~1964~~ 1965
devant la commission d'examen :

MM. NIGON, Président

LEGAY
LAVIOLETTE } Examineurs

J a c q u e s C O U L O N

LA THERMOGENESE LARVAIRE
DE BOMBYX MORI (L.) ET SES MODIFICATIONS
EN FONCTION DU JEUNE



LABORATOIRE DE ZOOLOGIE EXPERIMENTALE

FACULTE DES SCIENCES DE LYON

UNIVERSITE DE LYON

FACULTE DES SCIENCES

Doyens honoraires

MM. LONGCHAMBON, MOUSSA, GAUTHIER Henri.

Professeurs honoraires

MM. LOCQUIN, de LARAMBERGUE, SOLLAUD, MENTZER, MOUSSA, JAFFARD,
EYRAUD Henri, DEJARDIN, VIRET.

Doyen

M. BRACONNIER

Assesseurs

MM. MESNARD

BOLIDIN

Professeurs

MM. LONGCHAMBON

PRETTRE

COURTY

KUHNER

MALECOT

PARIS

AUMERAS

COLONGE

JANIN

FLANDRIN

BERNARD

DUFAY Jean

NIGON

GAUTHIER Henri

WAUTIER

CHOPIN

CUEILLERON

BRACONNIER

EYRAUD Charles

SARAZIN

BOLIDIN

PERES

MESNARD

GRANDMONTAGNE

BOUTILLIER

LAFOUCRIERE

DREUX

TEICHNER

Minéralogie

Chimie industrielle

Chimie-Physique

Botanique

Mécanique rationnelle et appliquée

Chimie minérale

Chimie générale II

Chimie organique

Physique générale

Géologie appliquée

Physique industrielle

Astronomie

Zoologie expérimentale

Géologie générale

Zoologie

Chimie biologique

Chimie

Calcul différentiel et intégral

Chimie-Physique appliquée

Physique nucléaire

Microbiologie et Mycologie

Physiologie

Electronique

Physique

Minéralogie

Physique nucléaire théorique

Chimie organique

Chimie industrielle

MM. PAVANS de CECCATTY
 MERLIN
 DUFAY Maurice
 PHILBERT
 COHEN-ADAD
 DAVID Louis
 CHANEL
 MAURY
 DEPRAZ
 GAUTHIER Jean
 GAUME

Zoologie
 Chimie analytique
 Physique de l'Atmosphère
 Physique nucléaire
 Chimie
 Géologie générale
 Psychophysiologie
 Méthodes Mathématiques de la Physique
 Physique nucléaire
 Chimie
 Physique expérimentale

Professeurs sans chaire

MM. FERON
 LAFORGUE
 LEGAY
 UZAN
 CHENEVOY
 GINET
 ASCH
 MICHEL Pierre
 DUCET
 Mle MAITROT
 GEVIN
 PONASSE
 d'INCAN
 LEFEBVRE
 PERNET
 CHERY
 BERGEON
 Mle GAUTHERON
 DESCOTES
 ERBEIA
 Mme ERICSON
 LEMOIGNE

Mathématiques
 Physique
 Zoologie expérimentale S.P.C.N.
 Physique S.P.C.N.
 Géologie appliquée
 Zoologie
 Physique
 Minéralogie
 Biologie végétale
 Physique
 Géologie générale
 Mathématiques
 Physique
 Mathématiques
 Mathématiques
 Physique
 Physique C.S.U.
 Chimie biologique
 Chimie organique
 Physique
 Physique générale
 Botanique

Maîtres de Conférences

MM. MARTEL
 MATHIEU
 PICARD Philippe
 DEMARCQ
 MICHEL Georges
 LEBRETON
 DAVID Jean
 TOUSSET
 FEUVRAIS
 PICARD Claude
 SCHMITT

Mécanique
 Mécanique des Fluides
 Mathématiques
 Géologie générale
 Biochimie
 Biologie végétale
 Biologie animale
 Chimie propédeutique
 Physique Electricité
 Mathématiques
 Physique M.P.C.

MM. LAURENT
ROT
BETHOUX
Mle CALAIS
GUSAKOW
Mle THOMAS

Chimie organique
Mathématiques
Mathématiques T.M.P.
Mathématiques C.S.U.
Physique
Chimie Minérale

Maître de Conférences adjoint

M. PIERRON

Chimie

Conseiller Administratif

M. BURNET

Secrétaire Principal Honoraire

M. ROUX

Monsieur le Professeur NIGON a bien voulu s'intéresser à mon travail. Je lui exprime ma reconnaissance.

A Monsieur le Professeur LEGAY qui m'a constamment guidé et conseillé, et à Monsieur le Professeur LAVIOLETTE qui a accepté de juger ces recherches, j'adresse mes plus sincères remerciements.

Je remercie Monsieur le Professeur SARAZIN, Directeur de l'Institut de Physique Nucléaire de LYON, qui m'a fourni la source radioactive nécessaire à l'étalonnage du calorimètre CALVET.

Je remercie également Mademoiselle BRANDOLINI, Madame CERI, Madame GUERRIER et Madame SZAFRANEK pour l'aide qu'elles m'ont apportée.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553428_0021

- S O M M A I R E -

	Pages
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I - DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES	
I - QUELQUES ASPECTS DU JEUNE CHEZ LES INSECTES	
A) Action sur la croissance	3
B) Action sur la fécondité	5
C) Action sur le métabolisme global	6
D) Conclusion	8
II - DONNEES RELATIVES A LA THERMOGENESE	
A) Définition - Rappels	9
B) Résultats obtenus chez les Insectes	10
C) Conclusion	13
CHAPITRE II - MATERIELS ET METHODES	
A) Matériels utilisés	15
B) Sensibilité - Erreurs	17
C) Techniques expérimentales	18
D) Etalonnage du calorimètre	20
CHAPITRE III - LA THERMOGENESE DU VER A SOIE DURANT	
LA CROISSANCE LARVAIRE	
A) Etude qualitative : les thermogrammes...	24

B) Evolution de la thermogenèse au cours de la vie larvaire	26
C) Interprétation	28
D) Le phénomène de mue	29
E) Modification des conditions alimentaires	30
F) Conclusion	31

CHAPITRE IV - LA THERMOGENESE DU VER A SOIE PENDANT LE JEUNE

A) Résultats obtenus	32
B) Interprétation	39
C) Evolution durant les premières 24 heures	40
D) Conclusion	43

CHAPITRE V - MODIFICATION DES CONDITIONS EXPERIMENTALES

I - EXPERIENCES DE REALIMENTATION

A) Schéma expérimental	44
B) Comportement des témoins	45
C) Réalimentation au 3ème jour d'expérience	45
D) Réalimentation au 4ème jour d'expérience	46
E) Conclusion	47

II - ALIMENTATION SUR SCORSONERE

A) Expériences de jeûne absolu	48
B) Expériences de réalimentation	49
C) Conclusion	50

III - INTERPRETATION

CHAPITRE VI - CONCLUSIONS GENERALES

I - RAPPEL DES RESULTATS	52
II - VALIDITE DES RESULTATS	53
III - INTERPRETATION	
A) Le métabolisme de jeûne	54

B) Le métabolisme de réalimentation	55
C) Le métabolisme basal	57
IV - INTERET DES NIVEAUX METABOLIQUES	59
V - CONCLUSION	60
TABLEAUX	63
BIBLIOGRAPHIE	72

Les tableaux, dont l'examen n'était pas indispensable pour la compréhension du texte, ont été reportés en fin d'ouvrage.

I N T R O D U C T I O N

La physiologie des insectes est un domaine immense et, dans certains de ses chapitres, encore fort méconnu. En effet, en dépit des nombreuses études que ces animaux ont suscitées, relativement peu de données sûres les concernent et celles qui le sont n'ont été acquises que dans les vingt dernières années. La physiologie des insectes accuse ainsi un retard appréciable sur celle des Vertébrés.

Parmi les objets et moyens d'étude à la disposition des chercheurs, il en est un au moins qui semble n'avoir attiré l'attention que depuis quelques années seulement : il s'agit du jeûne. Il offre cependant un intérêt double :

- D'une part, considéré comme facteur expérimental, il est celui qui perturbe le moins le métabolisme normal des insectes. C'est un traitement ménagé, au moins à ses débuts, sans effet nocif secondaire comme c'est souvent le cas pour des substances chimiques plus ou moins bien acceptées par l'organisme.

- D'autre part, et c'est un point essentiel, il s'agit d'un facteur naturel, écologique même. Nombre d'insectes adultes ne se nourrissent pas, soit par incapacité fonctionnelle, soit parce qu'ils peuvent se passer de nourriture. A ce titre une étude récente (BALÁZS, KOVÁTS, BURG) (1) a montré que les adultes de Galleria mouraient par un processus d'inanition et non par vieillissement pur et simple. D'ailleurs, sans considérer ces cas limites, on peut dire que tous les insectes sont soumis au jeûne intermittent, par le jeu des mues ou des facteurs climatiques.

Pour étudier le jeûne, j'ai choisi le Ver à soie chez qui, du fait de l'importance des phénomènes alimentaires, les effets de l'inanition pouvaient se révéler plus nets, et dont la physiologie était par ailleurs assez bien connue.

Il me fallait aussi décider d'un test global dont la mesure rendrait compte de l'action du jeûne ; j'ai voulu étudier ainsi un élément nouveau, rarement considéré chez les Invertébrés : la thermogenèse. Aucune étude ne concerne sa mesure en période de jeûne chez les insectes. C'est là une lacune importante, d'autant qu'il est peu douteux que le jeûne ait une action sur cet aspect du métabolisme.

C'est donc ce double aspect de la thermogenèse du Ver à soie et de ses variations en fonction du jeûne que je vais aborder.

CHAPITRE I

DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES

I - QUELQUES ASPECTS DU JEUNE CHEZ LES INSECTES

Les effets du jeûne absolu, qui seuls m'intéressent et que j'expose ci-dessous, peuvent se grouper en trois rubriques :

- Action sur la croissance.
- Action sur la fécondité.
- Action sur le métabolisme.

A) - ACTION SUR LA CROISSANCE -

C'est l'aspect le plus étudié. Les études portent essentiellement sur les insectes Ptérygotes, au stade larvaire, puisque les adultes ne croissent pas.

Un premier résultat concerne le poids. Tous les auteurs notent une diminution de poids à la suite du jeûne. L'interprétation généralement avancée est l'utilisation des réserves pour la survie des animaux et l'intervention de pertes d'eau abondantes. Il paraît logique d'y ajouter l'excrétion, dans les premiers jours tout au moins. Ce résultat ne surprend pas ; il est classique de dire que, sans alimentation, la croissance pondérale n'est pas possible.

Un second point concerne les phénomènes de mue et de métamorphose, indissociables de l'idée de croissance larvaire chez les insectes.

KOPEČ (2) chez Lymantria dispar, BALLI (3) chez Bombyx ont, les premiers, mis l'accent sur cet aspect. Mais, soit par une méthode insuffisante, soit par manque de précision sur les techniques d'élevage, leurs travaux ne sont pas satisfaisants.

Les résultats les plus solides ont été fournis chez les Lépidoptères : Galleria (BOUNHIOL) (4), Bombyx (BOUNHIOL) (id.) (LEGAY) (5, 6, 7) d'une part, et chez Tenebrio molitor (LECLERCQ) (8) d'autre part.

Ces études aboutissent aux conclusions suivantes :

Chez les larves de Lépidoptères à croissance rapide et intense l'intermue peut se subdiviser en deux périodes :

- Une période d'alimentation obligatoire pendant laquelle le jeûne entraîne infailliblement la mort des insectes. Chez le Bombyx elle représente le tiers de l'intermue environ.

- Une période d'alimentation facultative divisible en deux parties : la première durant laquelle certains animaux peuvent muer, d'autres pas ; la deuxième où la mue est la règle.

Ces considérations sont valables également pour la métamorphose.

Chez Tenebrio, c'est la vie larvaire entière qui peut se subdiviser, le découpage étant lié au poids :

- les larves de moins de 25 mg (< 30 jours d'âge) meurent tous jours.
- les larves entre 30 et 110 mg (30 et 120 j.) qui résistent très longtemps, les plus lourdes se nymphosant, les autres non.
- les larves de plus de 110 mg (> 120 j.) qui se nymphosent toutes.

LEGAY (7) propose un schéma explicatif qui, bâti pour le Bombyx, peut expliquer l'ensemble des résultats observés chez les insectes.

Le poids à la mue serait composé de deux termes :

- un poids obligatoire, fixé pour un âge, une espèce donnée, indispensable pour muer. Il est normalement atteint au bout de la période alimentaire obligatoire.
- un poids variable qui dépend de l'alimentation ultérieure.

Tous les résultats s'intègrent facilement à cette hypothèse.

- la durée de l'intermue dépendra essentiellement du temps mis par l'insecte pour atteindre le poids obligatoire. Ensuite l'animal pourra toujours muer, quelles que soient les conditions.
- la multiplication des mues s'observe chez des animaux à croissance lente (Tenebrio) dont les poids obligatoires pour deux mues successives diffèrent peu.
- enfin les individus les plus lourds seront souvent ceux qui auront le plus de possibilités pour subir leurs transformations normales.

En dehors de cette action du jeûne, qui s'exerce surtout chez la larve, il en est une autre qui, elle, jouera surtout chez l'imago : l'action sur la fécondité.

B) - ACTION SUR LA FECONDITE -

On doit distinguer à cet égard les effets directs provenant du jeûne des imagos, et les effets indirects provenant du jeûne des larves.

Il est bien établi que le jeûne des imagos affecte leur fécondité sous deux aspects :

- un aspect quantitatif : le jeûne diminue le nombre d'oeufs pondus et la diminution se montre sensiblement proportionnelle à la durée de l'inanition. Chez Pediculus le jeûne absolu supprime complètement l'oviposition (HADDOW) (9). Le Doryphore ne peut pondre que si un certain seuil d'alimentation est atteint. Ce seuil correspond à une alimentation pratiquement quotidienne (GRISON et LE BERRE) (10).
- un aspect qualitatif : le jeûne entraîne un pourcentage élevé d'oeufs anormaux ou stériles.

Le jeûne des larves a des répercussions sur la ponte des imagos qui en sont issus, malgré la coupure due à la nymphose. Dans ce cas, le nombre et le poids moyen des oeufs sont diminués, celui-ci moins que celui-là. A cela s'ajoutent des phénomènes de transmission d'une génération à l'autre (Bombyx - L. BAUD) (11), que je n'examinerai pas ici.

Dans tous les cas, ces observations sont interprétées comme un effet privatif du jeûne sur les réserves qui servent à la constitution du stock reproducteur (vitellogenèse en particulier). Chez les insectes dont le stock reproducteur est entièrement formé avant la nymphose, c'est l'alimentation larvaire qui influence la fécondité. Lorsque les réserves doivent être constituées durant la vie adulte, c'est évidemment l'alimentation des imagos qui intervient.

La proportionnalité observée entre la durée du jeûne et l'importance de la ponte est une preuve supplémentaire en faveur du mécanisme proposé. Le cas des oeufs anormaux s'explique également par une insuffisance vitelline partielle qui ne permet pas aux embryons de se développer complètement.

C) - ACTION SUR LE METABOLISME GLOBAL -

A part quelques travaux dispersés qui signalent une diminution des échanges respiratoires durant le jeûne, le seul aspect suffisamment bien étudié est celui de la composition chimique globale des insectes inanitiés. C'est une action très générale : les insectes consomment leurs réserves, ce qui influe sur la composition de l'organisme. Les réserves consommées varient selon les espèces étudiées.

Chez Chortophaga (LUDWIG) (12), Popillia (NEWTON) (13), Tenebrio (MELLANBY) (14) (LECLERCQ) (8), le glycogène est utilisé à des taux très élevés durant le jeûne, de 97% à 80% selon les cas. Chez Chortophaga, cette utilisation se fait entièrement durant la première semaine de jeûne, alors que chez Popillia et Tenebrio l'épuisement du stock glycogénique se fait plus régulièrement.

Les lipides sont consommés activement ; 68% à 75% de la quantité initialement présente disparaissent durant le jeûne. Chez Chortophaga, cette consommation est progressive, la dégradation des graisses intervenant surtout après disparition du glycogène. Chez Popillia et Tenebrio, elle se fait parallèlement et de façon simultanée à celle du glycogène. Elle est maximale chez ces derniers au cours de la deuxième semaine de jeûne.

Le sort de la fraction azotée est très variable. Chez les insectes déjà cités peu ou pas d'azote total est consommé durant le jeûne. Chez

Chortophaga, où une perte de 11% est notée, les excréments représenteraient la totalité de l'azote perdu.

Il n'en est pas de même chez d'autres insectes.

Ainsi le Dytique consomme 41% de ses protides, Phormia 16% ainsi que 70% de lipides.

L. BAUD (15) a mené une étude identique chez Bombyx mori et parvient aux constatations suivantes :

- le glycogène, au bout de quatre jours de jeûne, ne représente plus que 8,5% à 2,5% de son taux initial, les valeurs obtenues variant selon l'âge (IVe ou Ve) et le nombre de repas absorbés avant le jeûne (4 ou 8). Au IVe âge, pour 8 repas pris, 78,9% disparaissent le 1er jour et 91,7% après quatre jours d'inanition. Le tube digestif ne contient pas de glycogène. Il s'agit donc bien de pertes dues à la consommation des réserves.
- les lipides sont attaqués de façon maximale le 1er jour : 59,4% au IVe âge et 8 repas. Au total, 77,4% ont disparu.
- l'azote varie peu dans l'ensemble.
- la teneur en eau diminue en valeur absolue, mais moins vite que le reste des constituants du corps de la chenille. En % du poids frais, la teneur en eau passe de 87,2% à 89,8% pendant le jeûne. Ceci permet de penser que la mort survient par "intoxication hydrique".

Ces quelques résultats montrent que les conclusions de WIGGLESWORTH sur cet aspect du jeûne doivent être modérées. En particulier, l'évolution des réserves pourrait différer selon le régime alimentaire (CHAUVIN) (16).

- certains phytophages (Chortophaga, Bombyx) consomment de préférence glycogène et sucres réducteurs au début de l'inanition, vivant ensuite sur la fraction lipidique. Leur teneur en eau augmente, exprimée en % du poids frais.
- Popillia, de régime moins exclusif et Tenebrio, qui se nourrit d'aliments très secs, consomment de façon équivalente lipides et hydrates de carbone. La teneur en eau est peu touchée.
- enfin les carnivores et saprophages (Diptères surtout) consommeraient massivement leurs réserves lipidiques et protéiques.

NEWTON (13) pense toutefois que les protéines pourraient fort bien être dégradées chez tous les insectes inanitiés. L'augmentation des produits issus de leur destruction - qui interviennent dans le dosage de l'azote total - compenserait la diminution d'azote protéique, masquant ainsi l'utilisation du stock azoté.

D) - CONCLUSION -

Les études menées sur le jeûne permettent de résumer ainsi son action :

- le jeûne provoque une perte de poids par utilisation des réserves et perte d'eau. L'utilisation de ces réserves varie quantitativement et qualitativement selon les espèces, mais le fait est général.
- la cessation de la croissance pondérale influe sur le mécanisme des mues et métamorphoses. On peut déterminer, à l'intérieur de l'intermue ou de la vie larvaire selon les insectes, des périodes d'alimentation obligatoire aboutissant à l'acquisition par l'insecte d'un poids déterminé indispensable pour que les transformations ultérieures se produisent.

Ce poids atteint, s'installe une phase d'alimentation facultative durant laquelle la mue peut être possible. L'importance variée de ces phases selon les insectes permet d'expliquer l'apparente hétérogénéité des faits expérimentaux.

- l'utilisation des réserves pour la survie prive l'adulte d'une fraction importante ou de la totalité des substances nécessaires à l'élaboration de ses produits génitaux. La fécondité s'en trouve affectée, le jeûne pouvant la supprimer ou amener la production d'oeufs aberrants ou stériles.

II - DONNEES RELATIVES A LA THERMOGENESE

A) - DEFINITION - RAPPELS -

Il n'est pas inutile de situer le phénomène thermogénétique et de définir ses principaux paramètres.

La thermogenèse représente la production de chaleur d'un organisme vivant, correspondant à l'énergie libérée au cours du fonctionnement de celui-ci.

Elle peut s'exprimer sous forme de thermogenèse absolue, en calories par unité de temps, ou de thermogenèse relative ramenée à l'unité de poids. Cette dernière expression est commode et permet des comparaisons, bien que le poids ne soit pas nécessairement la meilleure grandeur à laquelle on doit rapporter le dégagement de chaleur. Il reste toutefois la plus facile à estimer.

A l'origine de cette production thermique se trouvent plusieurs éléments que l'on peut grouper ainsi, en accord avec JACQUOT et al. (17) :

- les dépenses fondamentales : métabolisme cellulaire, fonctionnement continu de certains organes (glandes, système circulatoire, système nerveux, ...). Le niveau atteint correspond au métabolisme basal.
- les dépenses contingentes : travail musculaire, thermorégulation, activité digestive et assimilation des aliments. Ajoutées aux précédentes, elles déterminent le métabolisme d'entretien.

On considère par suite que, travail musculaire et thermorégulation supprimés, le métabolisme basal est atteint lorsque les organismes ont subi un jeûne suffisant pour que le quotient respiratoire soit de 0,7. Il représente alors le début de consommation des réserves lipidiques, ce qui indique un arrêt des fonctions digestives et assimilatrices.

Ces données sont celles des zootechniciens et sont appliquées aux Vertébrés. Il n'existe pas de base sérieuse comparable chez les insectes. Il s'agit pourtant d'une préoccupation permanente en physiologie nutritionnelle.

Sur le plan théorique, ces définitions sont applicables aux insectes, mais aucun résultat n'a permis jusqu'à présent de les valider dans la pratique.

B) - RESULTATS OBTENUS CHEZ LES INSECTES -

On peut répartir l'ensemble des travaux en deux ensembles que j'examinerai successivement. Le premier concerne la thermogénèse au cours du développement ; le second examine la thermogénèse sous l'action de facteurs nombreux et variés.

TRAVAUX SUR LA THERMOGENESE AU COURS DU DEVELOPPEMENT

BIALASZEWICZ (18) a analysé la thermogénèse au cours de la croissance larvaire chez Lymantria dispar de la deuxième mue au filage. Il aboutit à plusieurs constatations intéressantes :

- la thermogénèse absolue augmente proportionnellement au poids ou à peu près, à l'exception des périodes de mue.
- la thermogénèse relative présente une intensité variable. Cette intensité montre une périodicité marquée ; les valeurs minimales s'observent lors des mues, les maxima au milieu de chaque intermue.
- cette périodicité est parallèle à l'accroissement de poids relatif ($\frac{\text{accroissement de poids}}{\text{poids initial}}$).
- la thermogénèse moyenne d'un âge reste sensiblement constante au cours de la vie larvaire.
- le sexe n'influence pas le niveau thermogénétique relatif.

Je présente dans le tableau suivant quelques valeurs tirées du travail de cet auteur.

Périodes	Poids en mg.	Cal/h.	Cal/h/g.
IIe mue	36	0,142	3,94
1 j.	62	0,391	6,31
2 j.	65	0,411	6,32
3 j.	82	0,382	4,66
IIIe mue	86	0,202	2,35
1 j.	80	0,319	3,99
3 j.	143	0,761	5,25
5 j.	190	0,966	5,08
IVe mue	180	0,404	2,24
1 j.	222	1,153	5,19
2 j.	284	1,550	4,75
3 j.	342	1,522	4,45
5 j.	854	3,326	3,89
6 j.	834	2,327	2,79

Thermogenèse larvaire de Lymantria dispar à 25° C
(d'après BIALASZEWICZ - 1933)

L'auteur remarque fort justement que les dépressions énergétiques observées lors des mues surviennent en même temps que le passage d'un régime normal à une inanition physiologique, mais ne pousse pas plus loin son interprétation des faits. Il pense expliquer ce qu'il observe en faisant appel à l'intervention de synthèses abondantes. Je pense qu'il n'a pas été assez tenu compte des phénomènes alimentaires. Les hypothèses avancées ne suffisent pas pour expliquer la diminution de thermogenèse constatée. La baisse de croissance relative pourrait faire penser à une assimilation moindre, entraînant nécessairement un débit thermique inférieur.

Ces expériences ont été reprises par BALZAM (19) sur le même matériel et sur le Bombyx. Malheureusement, les données fournies sont très fragmentaires et la température n'est pas la même (20° C), ce qui complique l'interprétation. Par contre, ce même chercheur fournit d'intéressantes données sur la thermogenèse nymphale, retrouvées par BELL, TAYLOR et CRES-CITELLI chez Galleria.

Il ressort que :

- la thermogenèse nymphale est inférieure à la thermogenèse larvaire. Elle est de 1,7 à 0,55 cal/h/g. chez Lymantria.

- la thermogénèse suit une courbe en "U" à minimum vers le premier tiers de la vie nymphale. La similitude frappante entre cette courbe et les courbes respirométriques amène ces auteurs à établir un rapport $\frac{\text{oxygène consommé/h/g.}}{\text{calories dégagées/h/g.}}$ dont le quotient est le coefficient calorique d'oxygène. Il se montre maximum (5 à 6) durant les intermues, et minimum (< 4) aux mues et à la nymphose (3). Durant celle-ci il chute au 4ème jour à 2,3.

Ceci signifie que les variations de thermogénèse et de consommation d'oxygène sont parallèles, mais d'amplitude différente. La thermogénèse varie plus largement que la respiration, ce qui peut s'interpréter comme une intervention nouvelle, ou plus importante seulement, de certains facteurs sur la thermogénèse. Je pense que, plutôt que d'hypothétiques synthèses endothermiques, ces facteurs pourraient être alimentaires, au moins durant la vie larvaire. A la nymphose, seuls des mécanismes chimiques peuvent jouer. La baisse observée est d'ailleurs moindre entre les niveaux extrêmes de la thermogénèse nymphale, et l'importance inégale des phénomènes d'histogénèse et d'histolyse pourraient en répondre.

TRAVAUX SUR LA THERMOGENESE EN FONCTION DE FACTEURS VARIES

Il s'agit des résultats de PRAT obtenus à l'aide du calorimètre CALVET. Cet auteur a examiné la thermogénèse de nombreux insectes en fonction de facteurs très variés. Je ne rapporte ici que les résultats les plus intéressants à mon point de vue.

L'étude qualitative des modalités de la production de chaleur chez les Melanoplus conduit PRAT (20, 21) à distinguer plusieurs types parmi celles-ci. Quoique l'aspect soit varié, on peut dire que les enregistrements comportent tous des maxima ou paroxysmes et des phases minimales. Quelles que soient les conditions, la thermogénèse maximale représente 1,5 à 2,5 fois la thermogénèse minimale.

Chez Periplaneta les différences sont beaucoup plus marquées. Le régime d'économie minimum est jusqu'à 6 fois inférieur au régime d'activité paroxysmal. Le passage de l'un à l'autre s'effectue soudainement, sans liaison apparente avec une excitation extérieure. PRAT relie cela aux méca-

nismes respiratoires de la Blatte. Il s'agit d'un insecte "apnéïque" qui ne présente de mouvements respiratoires qu'à intervalles plus ou moins longs. Il note que l'ampleur et la périodicité des paroxysmes correspondent assez bien avec celles de la respiration. L'augmentation métabolique causée par celle-ci retentirait sur la thermogénèse.

De telles poussées de thermogénèse s'observent d'ailleurs dans de nombreuses conditions. Lors de stress provoqués, adduction dans la cellule calorimétrique de vapeurs d'alcool, ou d'émanations issues de la femelle, ou encore d'alcool liquide, la thermogénèse des Blattes mâles atteint jusqu'à trois fois la valeur des paroxysmes normaux, soit dix huit fois la valeur minimale. Il se produit d'ailleurs une sensibilisation progressive qui cède bientôt la place à la fatigue.

L'asphyxie débutante a les mêmes effets chez Periplaneta et Melanoplus que ceux décrits ci-dessus. Cela s'observe également dans les conditions normales. Chez Galleria, l'éclosion imaginale, la ponte, l'agitation des ailes provoquent une intense crise thermogénétique. La valeur atteinte peut représenter jusqu'à cent fois la valeur minimale.

De ces résultats il faut retenir un fait très général : les insectes semblent présenter plusieurs niveaux distincts d'activité qui se retrouvent lorsque l'on étudie leur thermogénèse.

En outre, divers facteurs externes ou propres à l'animal peuvent également provoquer une augmentation du débit thermique dans des proportions considérables. Il y a là une véritable "élasticité thermogénétique" dont l'existence peut expliquer la vitalité remarquable de certains insectes.

C) - CONCLUSION -

En définitive, nous pouvons résumer les faits observés:

- la thermogénèse larvaire chez Lymantria suit une périodicité avec minima aux mues et maxima lors de chaque intermue.
- durant la vie nymphale, la thermogénèse suit une courbe en "U", parallèle aux courbes respirométriques obtenues aux mêmes ins-

tants. Un coefficient calorique d'oxygène peut être défini, qui permet de comparer l'évolution de ces deux aspects du métabolisme.

- l'activité peut s'intensifier de façon soudaine et augmenter la thermogénèse dans des proportions considérables ; ceci est d'origine physiologique : respiration, ponte, ... ou expérimentale : action de stress variés.

L'examen de ces données justifie, me semble-t-il, l'intérêt de la thermogénèse. L'influence qu'exercent sur elle divers facteurs permet de penser que le jeûne, examiné précédemment, la modifiera également. Il s'agit d'une simple hypothèse de travail puisque je ne possède aucune donnée bibliographique à ce sujet. Le plan expérimental sera alors le suivant :

- dans une première étape, je m'attacherai à définir la thermogénèse larvaire du Ver à soie.
- dans une seconde étape, j'étudierai les répercussions du jeûne absolu sur cette thermogénèse, quitte, si les résultats obtenus m'en suggèrent la nécessité, à modifier ensuite le schéma expérimental de départ.

CH A P I T R E I I

M A T E R I E L S E T M E T H O D E S

A) - M A T E R I E L S U T I L I S E S -

M A T E R I E L B I O L O G I Q U E

J'ai utilisé pour toutes mes expériences des Vers à soie de race monovoltine type 200/300 des Etablissements ROUSTAN. Les oeufs provenaient de la station séricicole d'Alès et avaient subi, lors de la mise en incubation, le temps d'estivation et d'hivernation nécessaire pour éliminer la diapause.

A P P A R E I L L A G E

Il se compose du calorimètre CALVET-PRAT et de ses annexes : galvanomètres et systèmes suiveurs-enregistreurs.

- Le calorimètre CALVET-PRAT se compose schématiquement de quatre cellules cylindriques d'un volume utile de 15 cm³. Ces quatre cellules sont réparties en deux éléments calorimétriques. Dans chacun de ces éléments, deux cellules sont jumelées, réalisant ainsi un système différentiel. Dans celui-ci, une cellule jouera le rôle de témoin, l'autre étant la cellule expérimentale.

L'ensemble est enfermé dans un bloc calorimétrique formé de cylindres concentriques, les uns d'amiante, destinés à réduire les fuites

thermiques, les autres d'aluminium, alternant avec les premiers et dont le but est d'uniformiser les calories parasites que les manchons isolants n'auraient pu arrêter. Au niveau de chaque cellule sont disposés 496 thermocouples. La température est maintenue stable dans l'enceinte calorimétrique par un thermorégulateur électronique qui contrôle l'intensité de chauffe, corrige les variations de voltage dues au secteur, et évite l'"emballement" du calorimètre vers de hautes températures en cas de dérèglement.

D'autres détails concernant le calorimètre sont disponibles dans l'ouvrage que CALVET et PRAT lui ont consacré (22).

- L'appareillage annexe est double puisque deux expériences, une par élément calorimétrique, peuvent être menées de front. Le flux de chaleur créé au niveau de la cellule expérimentale provoque une différence de potentiel aux bornes des piles thermoélectriques. L'intensité du courant correspondant est mesurée par un galvanomètre KIPP et ZONEN, à cadre double, de sensibilité de 10^{-6} volts. Pour éviter toute vibration gênante, les galvanomètres sont disposés sur un bac à sable de masse suffisante.

Le rayon lumineux, provenant de lanternes appropriées, est réfléchi sur le miroir du galvanomètre dont il suivra toutes les oscillations. Ce rayon réfléchi est pris en charge par un système suiveur de spot (photodyne SEFRAM) et ses déplacements s'inscrivent sur un papier millimétré, réalisant le thermogramme de l'expérience.

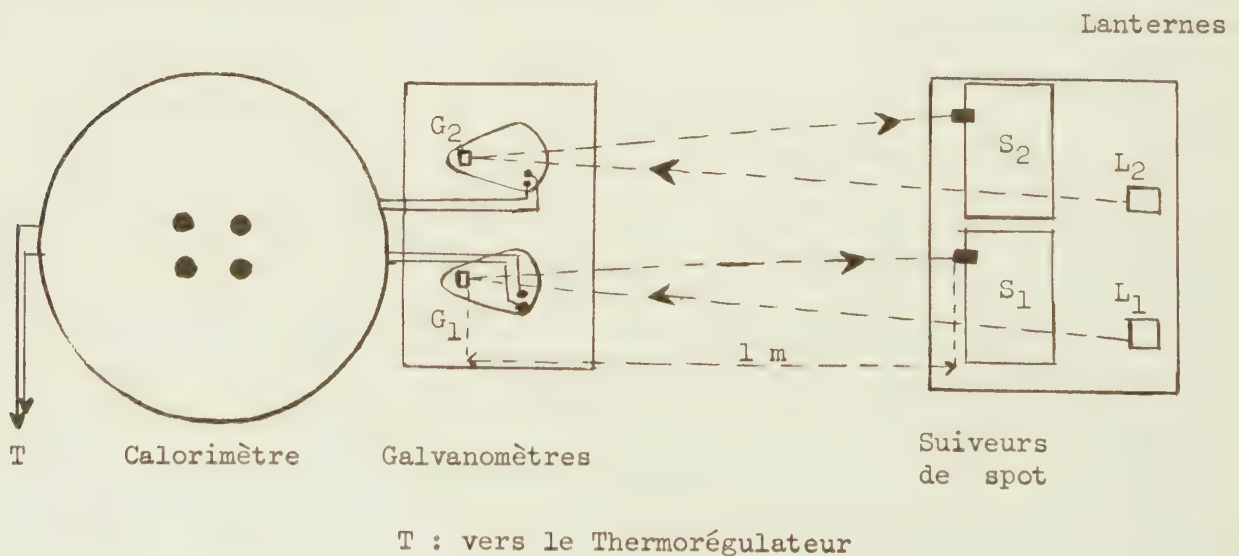


FIGURE 1 : Installation calorimétrique

L'ensemble de l'installation est disposé, selon le schéma présenté ci-contre (fig. 1), dans une pièce thermostatée à une température de $23,5 \pm 1,0^{\circ} \text{C}$, et dont l'hygrométrie varie entre 40 et 48% r.h.

B) - SENSIBILITE - ERREURS -

Du fait des exigences que requiert son utilisation et grâce au montage réalisé, la sensibilité de l'appareil est très grande. Le calorimètre est prévu pour détecter des variations de l'ordre du μwatt , soit 0,001 cal/h. approximativement. En fait, dans les conditions que j'utilise et d'après l'étalonnage qui sera exposé plus loin, un déplacement du spot lumineux de 1 mm à 1 mètre de distance des galvanomètres correspond à 0,0026 cal/h., soit un peu plus du double que le chiffre théorique. Ceci prouve que les possibilités maxima n'ont pas été utilisées jusqu'alors. Cependant, des essais préliminaires m'ont permis de constater que la sensibilité atteinte suffisait pour l'enregistrement de la chaleur dégagée par de très petits animaux : Bruche du haricot, Tribolium, ... qui fournissent de 0,01 à 0,02 cal/h. ou même moins. La grandeur des variations appréciables sur certains thermogrammes est encore moindre.

Du fait de cette sensibilité, les erreurs les plus minimales sont importantes. L'inertie du chariot suiveur de spot crée un certain "jeu" par rapport à la position exacte du rayon lumineux, jeu dont l'amplitude est de 1 mm de chaque côté de cette position. L'imprécision est donc de 2 mm en valeur absolue.

Les phénomènes d'humidité à l'intérieur du calorimètre peuvent constituer une importante source de perturbations en l'absence de certaines conditions. L'hygrométrie de la pièce où est installé l'appareil ne doit pas être très supérieure à 40%, le calorimètre doit fonctionner 5 à 10°C au-dessus de la température de la salle. Dans mon installation, cet écart varie de 8 à 10°C pour une r.h. de 40 à 48%. Les conditions semblent suffisantes pour négliger le facteur envisagé.

Par contre, les phénomènes de condensation ou d'évaporation dans la cellule du fait de l'organisme qui s'y trouve, sont incontrôlables. Ils représentent une source d'inexactitude d'autant plus grande que le phénomène enregistré est petit. Or ce sont précisément avec les petits insectes,

qui ne parviennent pas à saturer l'atmosphère de la cellule, ou les larves, à téguments plus mous et teneur en eau importante, que ces phénomènes se produisent. Cette cause m'a amené à émettre de sérieuses restrictions sur certains de mes résultats.

En résumé, les sources d'erreurs sont difficiles à apprécier hormis celles résultant de l'appareillage, que l'on peut chiffrer à $\pm 0,0026$ cal/h. Néanmoins la sensibilité remarquable de l'appareil permet une sécurité satisfaisante dans la plupart des phénomènes étudiés.

C) - TECHNIQUES EXPERIMENTALES -

TECHNIQUE D'ELEVAGE

Les élevages sont réalisés dans un insectarium climatisé ($t = 20$ à 22° C). Les Vers utilisés sont élevés en alimentation continue, la nourriture distribuée est composée de feuilles de mûrier. La qualité de cette nourriture peut créer une variabilité entre les élevages précoces et les élevages tardifs.

La même technique a été employée pour les élevages sur Scorsonère, les feuilles provenant alors de pieds cultivés dans le jardin du laboratoire.

SCHEMA EXPERIMENTAL POUR LES EXPERIENCES DE JEUNE

Deux problèmes se posaient : le choix du stade étudié et le moment d'application du jeûne.

En ce qui concerne le stade, j'ai porté mon choix sur le IVe âge. Les deux premiers âges furent exclus à cause de la petitesse des animaux qui rendrait les résultats moins nets. La taille au contraire trop grande et la physiologie orientée vers le filage et la nymphose m'ont fait de même écarter le Ve âge. Enfin, j'ai préféré le IVe stade au IIIe en raison de la masse importante des travaux qui lui sont consacrés, me permettant ainsi d'intégrer mes résultats dans un contexte mieux connu.

Deux exigences s'imposent pour déterminer le moment du début de l'inanition : les animaux doivent être bien portants, ils ne doivent pas

muer en cours d'expérience.

Pour y satisfaire j'ai fait débiter le jeûne 48 heures après la sortie de mue. Ce laps de temps permet aux chenilles de se nourrir suffisamment pour éliminer toute trace du jeûne physiologique de la mue, mais reste inférieur à la durée d'alimentation obligatoire (2 j. 1/2 à cet âge). Toute mue ultérieure est impossible. Passées ces 48 heures, le jeûne est absolu jusqu'à la mort.

MANIPULATIONS CALORIMETRIQUES

Elles sont simples et peu nombreuses. Le premier point est l'obtention d'un zéro de référence, déterminé lorsque l'appareil est déconnecté du circuit des galvanomètres. Après stabilisation, toujours longue (élimination des frottements, équilibration des températures dans la cellule), je branche l'appareil et l'enregistrement débute. En pratique, j'enregistre le flux thermogénétique durant 1 heure environ.

Je formulerai trois remarques :

1) Si les manipulations sont simples, elles sont longues. Cela m'a amené à échelonner dans le temps et à décaler selon les Vers les repas distribués avant le début du jeûne, de façon que le laps de temps minimum s'écoule pour tous les sujets entre le début du jeûne et le premier test au calorimètre.

2) Le zéro de référence obtenu ne coïncide pas toujours avec le zéro vrai qui s'obtiendrait l'appareil branché, les cellules vides. Rarement, il a pu arriver que l'écart soit suffisant pour amener la production de courbes négatives, qui sont inutilisables. Néanmoins ceci subsiste pour toutes les courbes obtenues, dont l'amplitude sera réduite ou augmentée, et vient s'ajouter aux causes d'erreurs déjà mentionnées.

3) L'utilisation du calorimètre à des fins biologiques ne le soumet jamais à des dégagements de chaleur tels qu'il ne puisse les enregistrer. Mais dans bien des cas, le déplacement du rayon réfléchi est supérieur au champ d'action des cellules du suiveur de spot. Pour réduire l'intensité du phénomène, j'ai incorporé en série dans le circuit des galvanomètres des résistances étalonnées. Le cas échéant j'indiquerai la valeur des résistances utilisées.

D) - ETALONNAGE DU CALORIMETRE -

Les courbes obtenues sont planimétrées (planimètre CORADI). J'obtiens ainsi une surface dont l'aire est proportionnelle à la quantité de chaleur produite pendant l'expérience. Pour passer de cette surface aux calories, il est nécessaire d'étalonner le calorimètre. Plusieurs méthodes sont possibles :

- Etalonnage par effet Joule. La source de chaleur est une résistance électrique de valeur connue, dans laquelle circule un courant d'intensité mesurée. Le dégagement calorifique s'obtient ainsi :

$$Q \text{ (cal)} = \frac{R I^2 t}{4,18}$$

- Etalonnage par source radioactive. La chaleur, connue, de désintégration est enregistrée.

J'ai préféré cette deuxième méthode car elle permet de travailler sans aucune liaison avec l'extérieur soit, à mon avis, dans les meilleures conditions. La source utilisée est une ampoule de ^{210}Po de volume et de forme sensiblement identiques à ceux de la cellule, de façon à obtenir une bonne répartition du flux thermique. La période du polonium, de 138 j., permet plusieurs mesures successives dans de bonnes conditions.

La puissance fournie par cette source s'exprime par :

$$P = 5,94 \cdot 10^{-3} A_t \bar{E} \quad (1)$$

A_t = activité au temps t , se calcule à partir de A_0 , activité initiale.

$$A_t = A_0 e^{-\lambda t} \quad (2) \quad \text{avec } \lambda = \frac{0,693}{T}$$

Combinant (1) et (2) :

$$P_t \text{ (watts)} = 5,94 \cdot 10^{-3} A_0 e^{-\frac{0,693 t}{T}} \cdot \bar{E}$$

avec : $A_0 = 0,01 \text{ Curie } (\pm 7\%)$, $\bar{E} = 5,306 \text{ Mev.}$, $T = 138 \text{ j.}$

soit :

$$P_t \text{ (watts)} = 31,5176 e^{-\frac{0,693 t}{T}} \cdot 10^{-5}$$

ou

$$Q \text{ (cal/s)} = \frac{P_t \text{ (watts)}}{4,18}$$

soit : $Q' \text{ (cal/h.)} = 3600 Q$

A la date de référence, la source produisait $Q' = 0,2553 \text{ cal/h.}$ pour une amplitude de 97 mm en grande sensibilité.

J'ai signalé plus haut la nécessité de shunter le circuit par des résistances lorsque le flux thermique est intense. Il importait d'étalonner l'appareil pour chaque résistance afin d'apprécier leur facteur de réduction. J'ai établi des courbes d'étalonnage (fig. 2 et 3) et ceci aux deux sensibilités que j'utilise. Ces courbes ont pour équation :

en grande sensibilité : $y_1 = \frac{10490,55}{108,15 + x_1}$

en petite sensibilité : $y_2 = \frac{2335,20}{56,00 + x_2}$

y_1, y_2 = amplitude du tracé en mm.

x_1, x_2 = résistance en Ω à 5% près.

Ces équations ont été calculées d'après l'amplitude obtenue pour quelques résistances. Ultérieurement, j'ai tenté de vérifier les valeurs ainsi obtenues en étalonnant l'appareil pour des résistances non encore expérimentées. La comparaison entre valeurs calculées et valeurs observées montre une excellente concordance pour la courbe en grande sensibilité et les faibles résistances pour la courbe en petite sensibilité. Pour les résistances élevées en petite sensibilité, des différences apparaissent et vont s'accroissant. L'explication est aisée. En effet, pour ces fortes résistances, l'amplitude obtenue en petite sensibilité est très faible. Les erreurs relatives deviennent importantes et modifient l'amplitude du tracé de façon appréciable.

L'étalonnage ainsi réalisé permet de calculer facilement, par une simple règle de trois, le dégagement de chaleur d'un essai, connaissant l'amplitude ou la surface horaire - ce qui revient au même puisque la vitesse de déroulement est connue. Les mesures sont exprimées en cal/h. (thermogenèse absolue) et ramenées à l'unité de poids (thermogenèse relative en cal/h/g.).

Je ferai deux remarques :

- L'étalonnage doit être effectué pour chaque cellule de façon à déceler une éventuelle défectuosité au niveau des piles thermoélectriques.

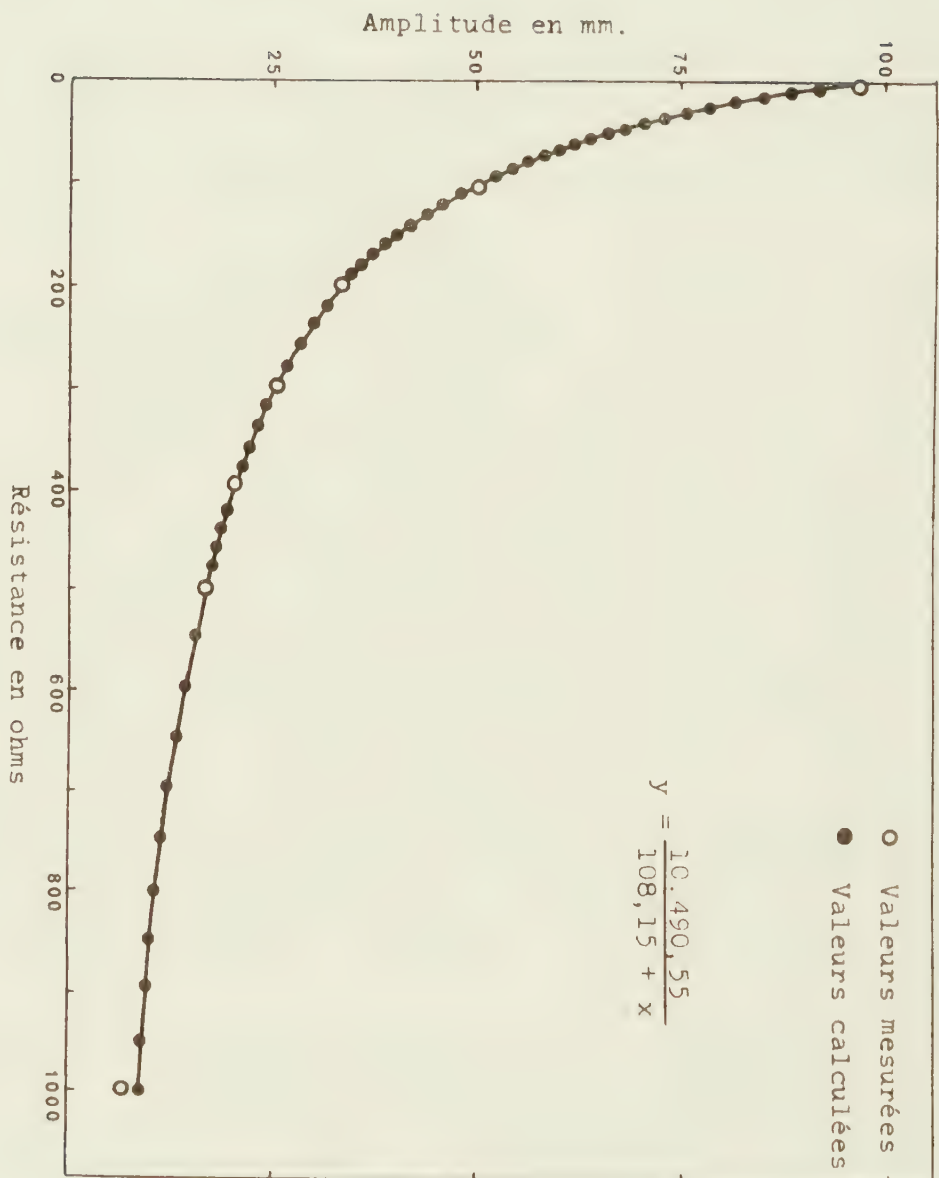


FIGURE 2 - Courbe d'étalonnage en grande sensibilité

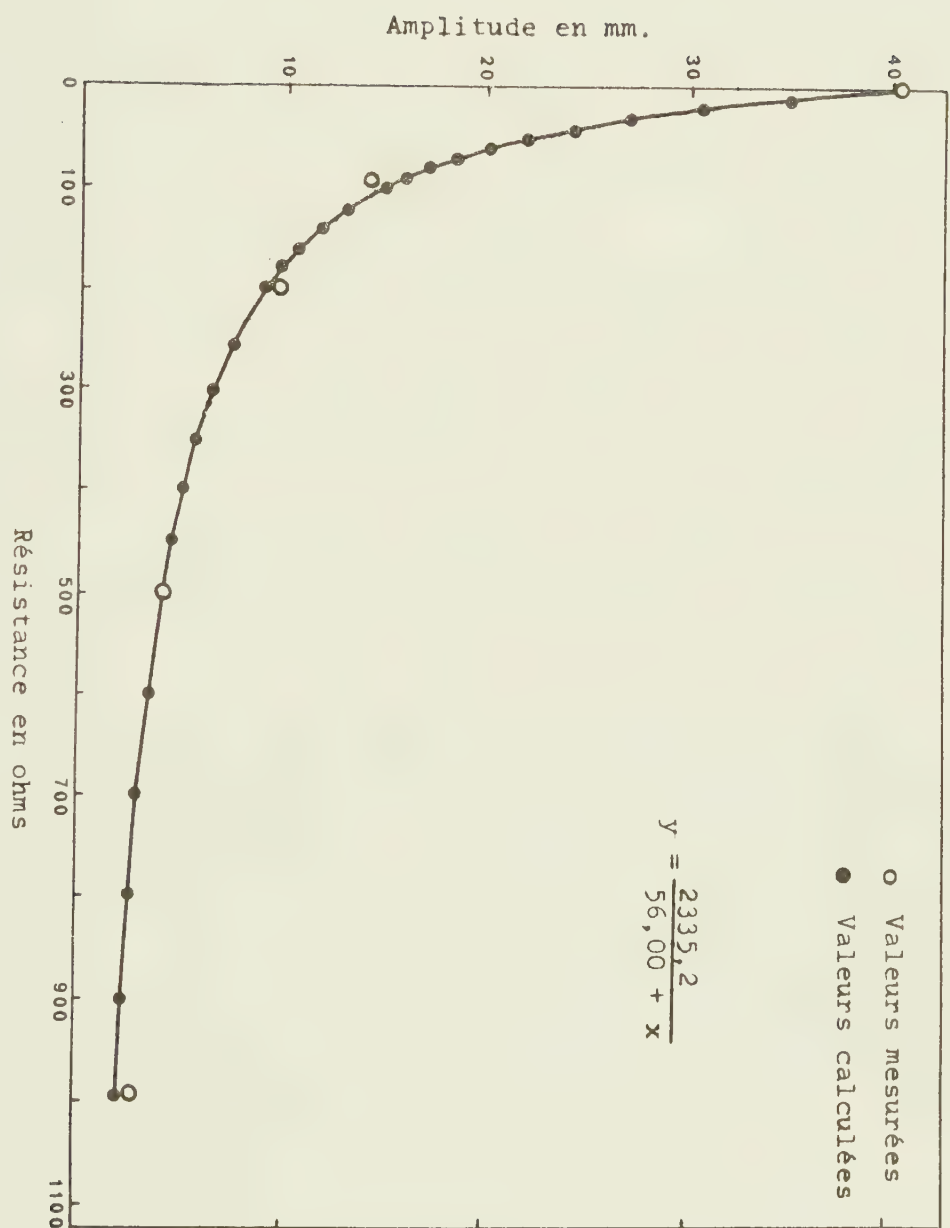


FIGURE 3 - Courbe d'étalonnage en petite sensibilité .

Les quatre cellules ont donné, aux erreurs près, les mêmes résultats.

- Par suite du vieillissement des piles, l'étalonnage doit être répété une ou deux fois par an. Le premier étalonnage a eu lieu en décembre 1963. Je l'ai repris en juin 1964 et en janvier 1965. Chaque fois, les résultats ont concordé, compte tenu évidemment de la décroissance de radioactivité de la source.

CHAPITRE III

LA THERMOGENESE DU VER A SOIE DURANT

LA CROISSANCE LARVAIRE

Le Ver à soie, dans les conditions d'élevage précisées plus haut, présente une vie larvaire de 31 jours entrecoupée de 4 mues déterminant 5 stades ou intermues. Cette succession de périodes bien séparées les unes des autres doit à la fois provoquer et aussi dépendre des modifications métaboliques que la thermogénèse peut permettre de tester.

Je donnerai quelques indications sur le type de thermogramme obtenu avant d'exposer les résultats chiffrés. Ce type de thermogramme s'étant montré constant, à conditions égales, je n'y reviendrai plus par la suite.

A) - ETUDE QUALITATIVE : LES THERMOGRAMMES -

En période d'activité normale, durant un intermue par exemple, l'enregistrement présente un tracé irrégulier (fig. 4). Le thermogramme est

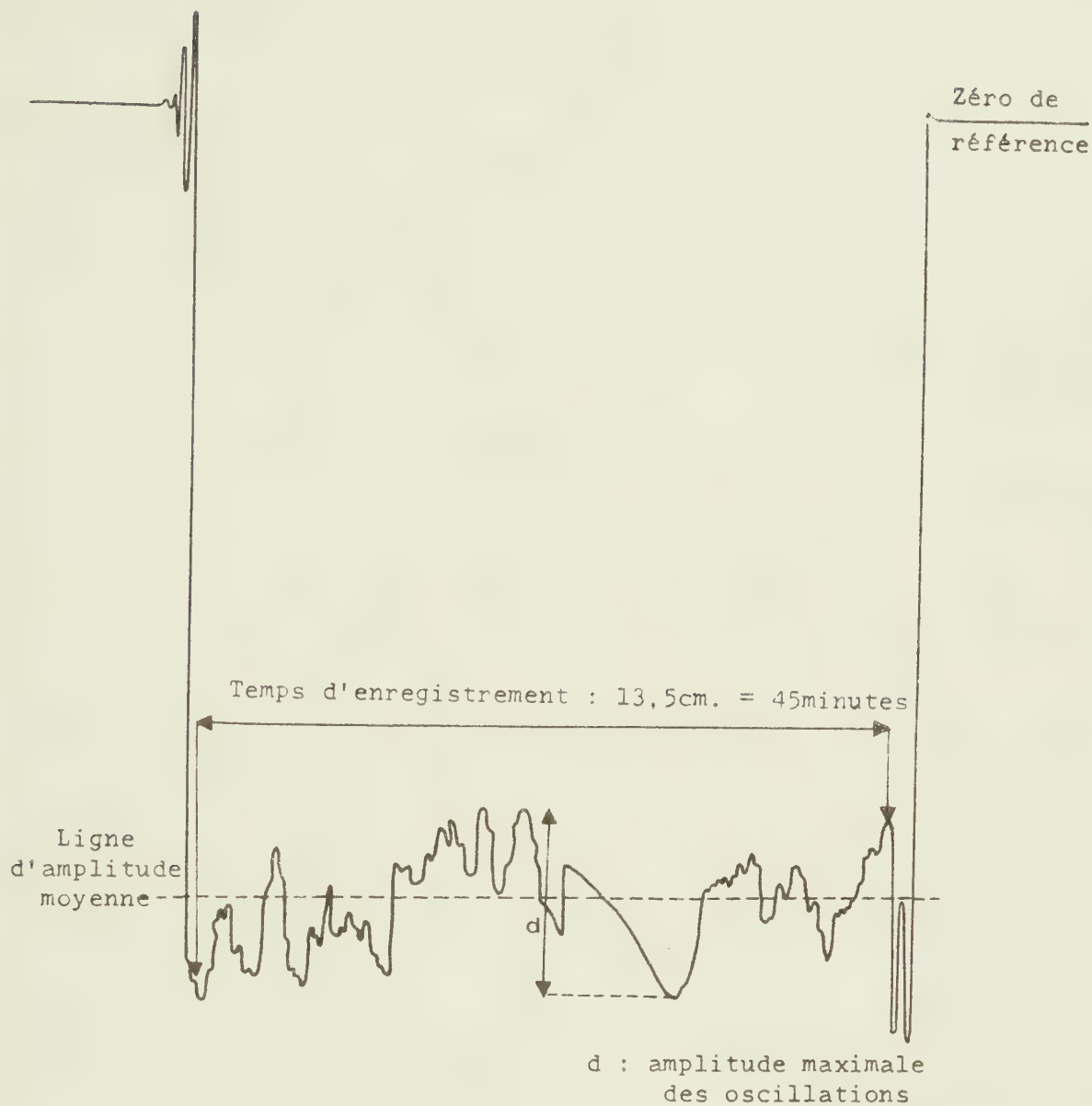


FIGURE 4 - Thermogramme de Bombyx. 4ème âge, 2 jours.

500 ohms G.S.

1mm. = 0,0144 cal./h.

hérissé de multiples oscillations qui se situent soit au-dessus, soit au-dessous d'une ligne théorique représentant la valeur moyenne du tracé. Elles sont dues vraisemblablement aux mouvements du Ver dans la cellule. Leur amplitude est de 20% environ du phénomène global au IV^e âge.

Cet aspect se retrouve quels que soient l'âge, la taille, l'individu, mais se modifie sous certaines conditions. Les Vers en mue par exemple donnent un tracé rectiligne d'amplitude sensiblement constante. Je montrerai plus loin que le jeûne produit le même effet après quelques heures. Cette régularité doit traduire l'absence de tout mouvement, facilement observable en cas de mue ou de jeûne accentué. Ceci confirmerait l'origine des oscillations normales.

Le thermogramme de mue proprement dite, très particulier, sera étudié plus loin.

B) - EVOLUTION DE LA THERMOGENESE AU COURS DE LA VIE LARVAIRE -

J'ai suivi la thermogénèse des larves de Bombyx de l'éclosion au filage. Les Vers étaient placés au calorimètre, quotidiennement si possible, au milieu de la journée afin de se trouver dans des conditions de nutrition normales. Ils sont pesés avant la mise en cellule. L'énorme variation de thermogénèse absolue au cours de la vie larvaire m'a obligé à étudier simultanément plusieurs Vers aux deux premiers âges et, au contraire, à introduire des résistances dans le circuit aux derniers stades. Afin d'homogénéiser les résultats, j'ai cependant étudié le même nombre de Vers à la fois durant tout un âge. De plus les Vers étudiés aux derniers stades étaient toujours choisis parmi les Vers composant le lot initial.

RESULTATS

Ils sont consignés tableau A (hors texte). Dans ce tableau, j'indique le nombre de Vers testés et les résistances utilisées. Je donne fig. 5 la représentation graphique de la thermogénèse. A ce sujet il faut remarquer que les valeurs obtenues au I^{er} âge sont discutables car, avec des animaux aussi petits, l'erreur est assez grande. Je donne les valeurs obtenues, mais sans leur accorder la même confiance qu'à celles concernant les

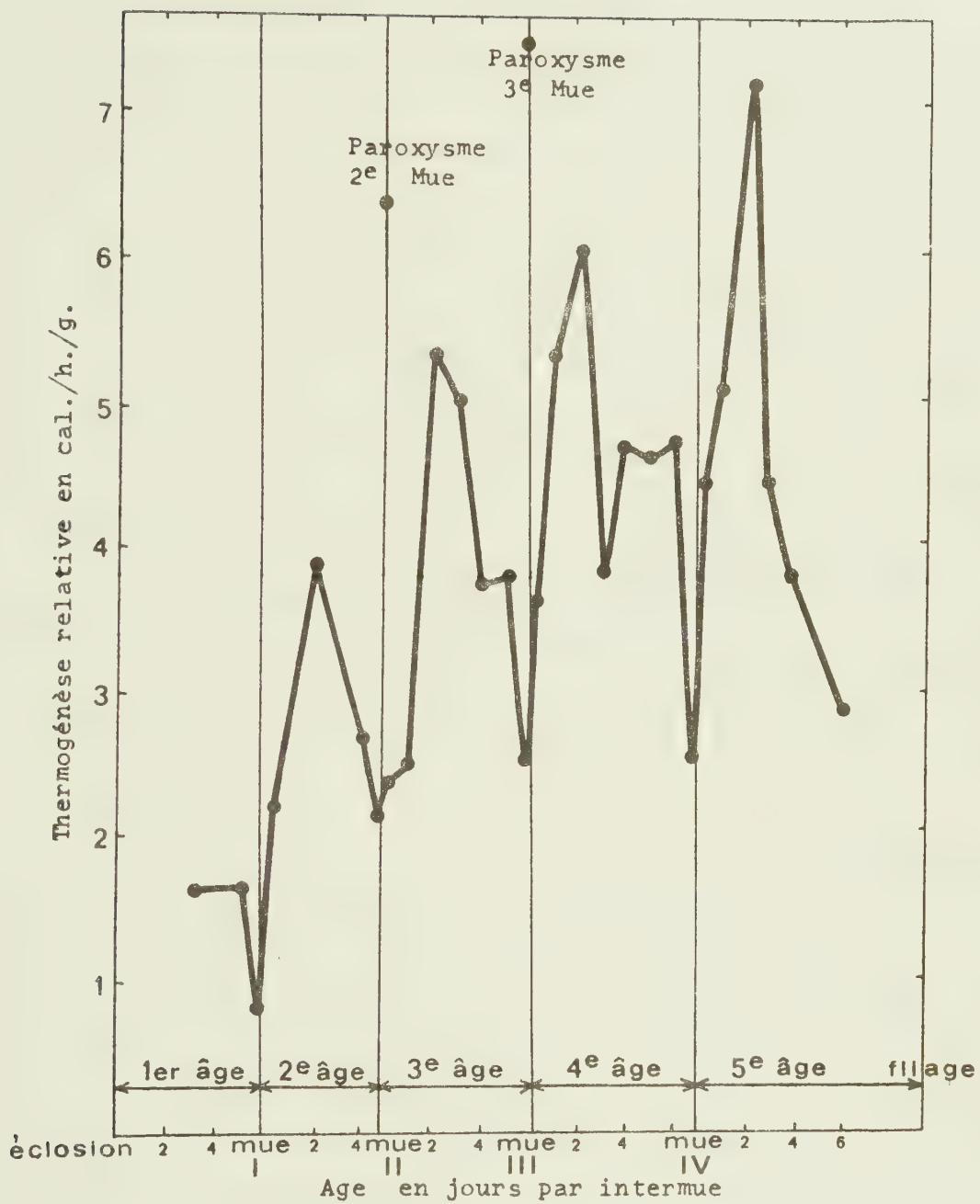


FIGURE 5 - Thermogénèse larvaire.
Elevage sur Mûrier.

âges suivants.

La thermogenèse absolue augmente de façon constante de la naissance au filage. On note des maxima vers le 2ème jour de chaque intermue et des minima à l'entrée en mue. Malgré l'aspect cyclique que l'on observe, la corrélation entre poids et thermogenèse absolue est élevée (coefficient = 0,85). Le fait que cette corrélation soit inférieure à l'unité s'explique probablement en grande partie par la présence du cycle d'intermue.

Les Vers plus âgés montrent une thermogenèse relative plus forte que celle des jeunes larves. Cette thermogenèse relative traduit d'ailleurs beaucoup plus nettement l'existence d'un rythme au cours de l'intermue.

Par suite de ce rythme il paraît difficile de définir une thermogenèse relative caractéristique d'un âge donné. Je pense que cela est cependant possible en utilisant deux valeurs : la thermogenèse maximum d'une part, la thermogenèse d'entrée en mue d'autre part.

Nous trouvons alors que la thermogenèse relative maximum augmente au cours de la vie larvaire : elle passe de 3,97 cal/h/g. au IIe âge à 7,21 cal/h/g. au Ve âge. Par contre, la thermogenèse de mue semble à peu près constante : 2,22 cal/h/g. au IIe âge contre 2,48 cal/h/g. au IVe âge.

C) - INTERPRETATION -

J'ai signalé plus haut que l'aspect des thermogrammes traduisait l'absence de toute activité extérieure des chenilles en mue. Ce fait, ainsi que la relative constance de la thermogenèse de mue, permettent de penser que, durant cette période, le métabolisme de la chenille ne comporte que le fonctionnement des organes à activité permanente : glandes, coeur, système nerveux, ... ; par conséquent, la thermogenèse d'entrée en mue doit, à mon sens, représenter la valeur basale du métabolisme des larves de Bombyx. Une telle valeur correspondrait en effet à la définition du métabolisme basal classique car, à la neutralité thermique près - dont l'équivalent est difficile à définir pour un poïkilotherme -, les conditions définies dans la première partie de ce texte sont vérifiées. On sait en effet que le tube digestif est presque vide et que la consommation des lipides prédomine à la mue.

Les variations observées au cours de l'intermue sont à mettre en parallèle avec l'évolution de nombreuses autres fonctions qui présentent le même phénomène. Rappelons l'aspect cyclique de l'ingestion et de la croissance. LEGAY (7) interprète cela en divisant l'âge larvaire en deux périodes qui coïncident avec les périodes d'alimentation obligatoire et facultative. La première serait une période où l'assimilation et l'ingestion importantes des aliments aboutiraient de préférence à l'accumulation de réserves, donc à un accroissement pondéral important. La seconde verrait se produire des synthèses nombreuses et des remaniements chimiques complexes, l'augmentation de poids, l'ingestion et l'assimilation, étant alors beaucoup plus faibles. L'existence de ces deux phases est illustrée par l'évolution du rendement de croissance et du coefficient d'utilisation digestive qui augmentent d'abord puis diminuent vers la fin de l'intermue. Je pense que la thermogenèse peut être reliée aux exigences pondérales et par suite alimentaires de l'organisme. Une forte ingestion, suivie d'une assimilation importante et poussée, entraînerait une augmentation des phénomènes énergétiques digestifs (mécaniques et chimiques), et aussi un accroissement du fonctionnement des systèmes enzymatiques présidant à la dégradation des ingestats (Action Dynamique Spécifique : A.D.S.). La baisse de thermogenèse s'observerait lors de la diminution d'activité de ces systèmes en relation avec une assimilation moindre, le contrôle de tout ceci étant probablement sous la dépendance de facteurs hormonaux liés à la préparation de la mue.

L'augmentation de la thermogenèse au cours de la vie larvaire entière pourrait provenir de l'importance de plus en plus grande des quantités d'aliments assimilés, créant ainsi un écart de plus en plus large avec la thermogenèse basale de l'entrée en mue. Que d'autres facteurs ne varient pas de la même façon n'aurait rien d'étonnant puisque nous avons vu (résultats de BALZAM (19)) que la thermogenèse semblait suivre les mêmes variations que la respiration par exemple, mais de façon amplifiée. Le facteur amplificateur pourrait être d'ordre alimentaire.

D) - LE PHENOMENE DE MUE -

La thermogenèse de mue se montre différente tant par son intensité que par ses modalités d'expression. Le tracé du thermogramme, d'abord

rectiligne, est interrompu par un pic très accusé, de 3 mn environ, puis la thermogenèse se poursuit à un niveau un peu plus faible, entrecoupée à intervalles réguliers de paroxysmes moindres que le pic principal mais de durée plus longue (15 à 30 mn). Le pic principal atteint 6,34 cal/h/g. à la IIe mue et 7,21 cal/h/g. à la IIIe ; pour cette dernière les pics secondaires sont de 3,60 cal/h/g., le niveau du tracé dans sa partie régulière variant entre 2,2 et 2,6 cal/h/g.

De toute évidence, le pic principal correspond à la contraction intense survenant lors de l'ecdysis proprement dit. Les pics secondaires pourraient correspondre alors aux agitations spasmodiques destinées à dégager les ultimes segments abdominaux de la larve.

La mue nymphale diffère de ce schéma. Une zone d'agitation marquée interrompt le tracé. Elle correspond à l'exuviation, la thermogenèse atteignant 5,65 cal/h/g. Par la suite se produisent de nombreuses et faibles irrégularités. Peut-être faut-il y voir l'expression des mouvements des segments abdominaux distaux de la nouvelle nymphe.

E) - MODIFICATION DES CONDITIONS ALIMENTAIRES -

Il était intéressant de voir si un régime différent modifierait la thermogenèse. J'ai donc étudié à cet effet des Vers à soie nourris sur Scorsonère. Le choix de ce végétal est lié au fait que les Vers l'acceptent bien et s'y développent à peu près normalement. Les résultats figurent au tableau B.

On constate que les phénomènes cycliques sont toujours présents, mais le maximum de thermogenèse est légèrement décalé vers le début de l'intermue. Au IIIe âge excepté, où le maximum semble se situer au 4ème jour, ce qui pourrait d'ailleurs résulter d'une erreur expérimentale, il est atteint vers le 2ème jour au IVe âge et le 1er aux IIe et Ve âges.

Il faut noter que l'accroissement relatif de poids est lui aussi culminant au cours du 1er jour. Par conséquent, l'explication proposée plus haut serait confirmée et l'allure globale des phénomènes inchangée.

Les valeurs de thermogenèse absolue sont du même ordre que pour les Vers élevés sur mûrier ; la thermogenèse relative également, sauf au

Ve âge où les Vers nourris sur Scorsonère sont beaucoup plus lourds. L'al-
lure de la thermogénèse au cours de la vie larvaire reste également la même.

F) - CONCLUSION -

- La thermogénèse larvaire semble suivre chez le Ver à soie un
cycle à deux éléments :

L'un concerne l'intermue durant lequel la thermogénèse relative
subit une augmentation jusqu'au 2ème ou 3ème jour, puis diminue avec un mi-
nimum à la mue.

L'autre concerne la vie entière pendant laquelle la thermogénèse
maximale augmente de l'éclosion au Ve âge. La thermogénèse minimale reste
stable. En partie pour cette raison, elle semble être la représentation du
métabolisme basal de la chenille de Bombyx.

Il faut noter que ces phases coïncident avec les périodes d'ali-
mentation et d'assimilation d'intensité variée observables durant l'inter-
mue. La thermogénèse apparaît liée à l'assimilation des ingestats, un con-
trôle hormonal sur ce dernier point étant probable.

- La mue traduit la possibilité qu'a le Ver à soie de fournir un
effort énergétique violent lors de l'ecdysis, ce qu'il faudrait rapprocher
de l'élasticité thermogénétique des Blattes (PRAT) (23). Ces résultats pa-
raissent fondamentaux car la modification du régime, en remplaçant le mû-
rier par le Scorsonère, n'entraîne que des différences de détail.

CHAPITRE IV

LA THERMOGENESE DU VER A SOIE

PENDANT LE JEUNE

Ainsi que je l'ai signalé, certaines expériences ont été menées en été, d'autres en automne. J'exposerai à titre d'exemples les résultats fournis par quelques séries testées durant ces différentes périodes avant de tirer des conclusions plus générales sur les faits observés.

Le protocole expérimental est celui défini au chapitre II. Chaque expérience comprend deux séries de 5 Vers, numérotés de 1 à 5 et de 1' à 5'. Ils sont testés quotidiennement et leur poids mesuré avant et après chaque passage au calorimètre.

A) - RESULTATS OBTENUS -

SERIES DU 15 JUIN 1963

Les valeurs obtenues sont consignées au tableau C. Je donne sur les graphiques correspondants (fig. 6 et 7) quelques exemples de courbes. Sur le tableau C figurent seuls les poids mesurés avant l'enregistrement. Ce sont également les seuls représentables sur une courbe. En effet, les pertes de poids au cours de l'enregistrement sont faibles. Elles sont dues surtout à l'excrétion et aux pertes d'eau.

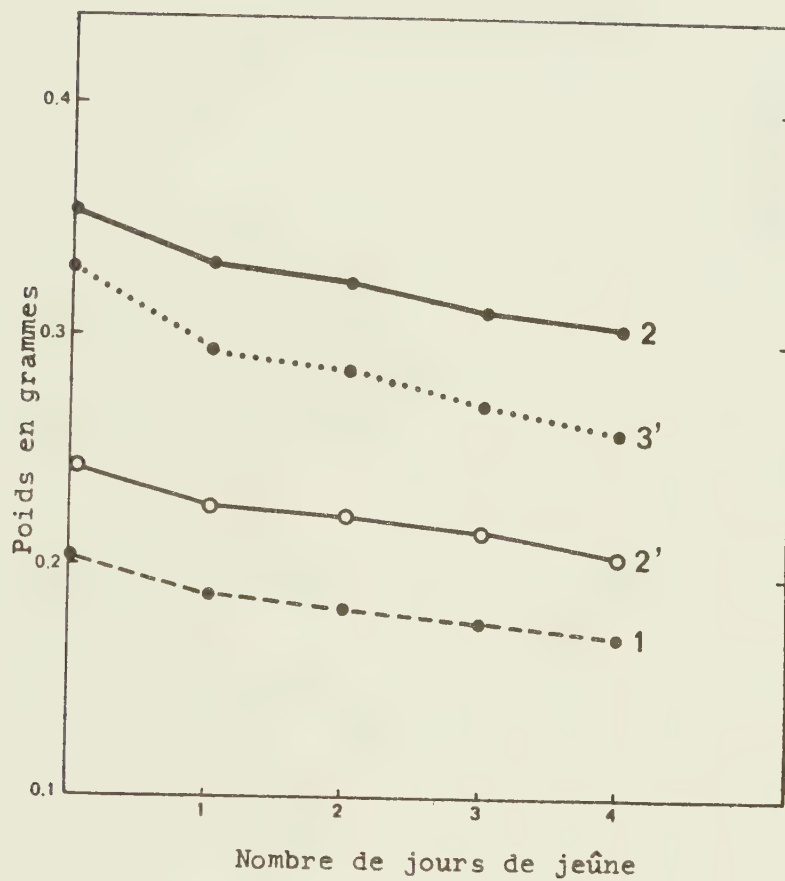


FIGURE 6 - Evolution du poids pendant le jeûne.
Série du 15-6-63. Vers n° 1, 2, 2', 3'.

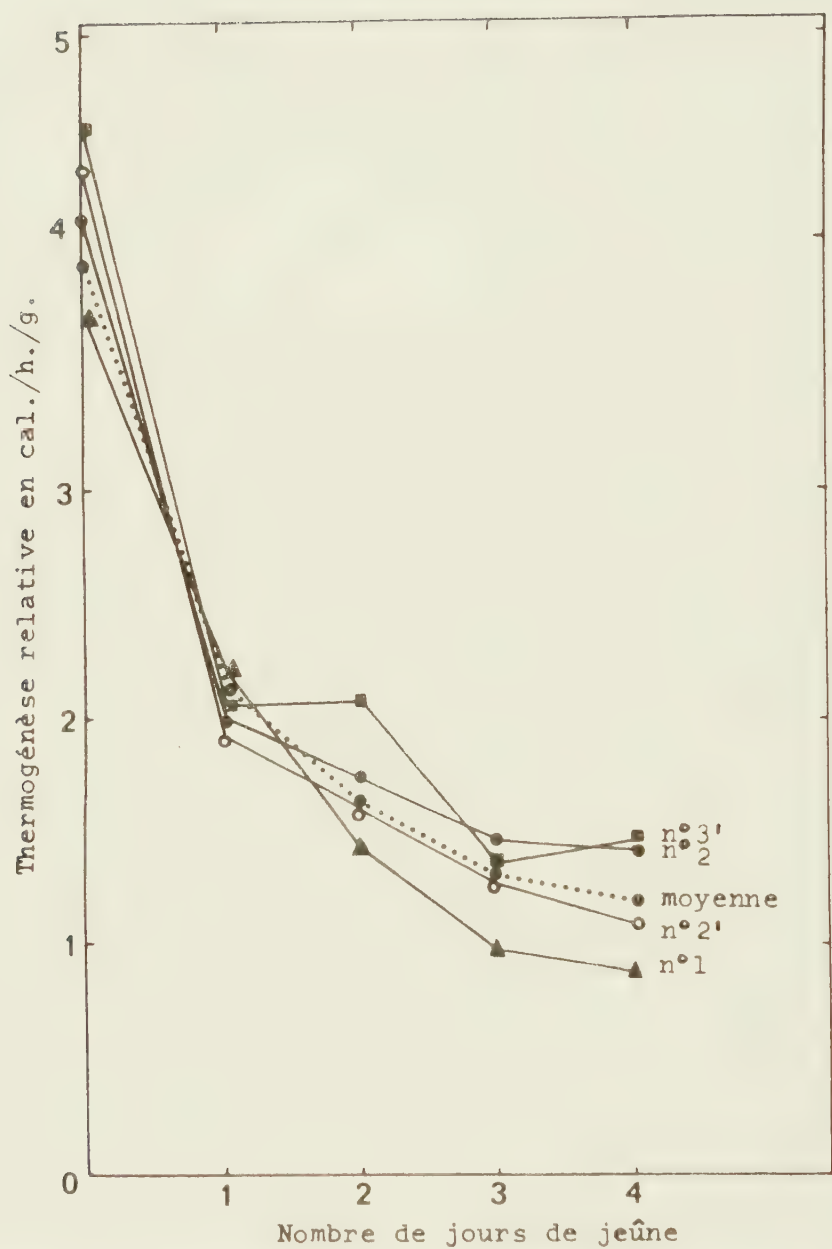


FIGURE 7 - Evolution de la thermogénèse relative pendant le jeûne.
Série du 15/6/63. Vers n°1, 2, 2', 3' et moyenne pour les 10
Vers de la série.

La thermogenèse relative se montre assez constante le premier jour malgré la grande variation de poids observée. En moyenne, elle est de $3,77 \pm 0,49$ cal/h/g.

L'évolution du poids et de la thermogenèse se montre la même quel que soit l'individu : le jeûne entraîne une diminution continue de ces deux caractéristiques.

Cependant les modalités de cette diminution sont fort différentes. En effet, le poids diminue de façon presque linéaire alors que la thermogenèse accuse une chute brutale durant les premières 24 heures, chute qui se ralentit progressivement au cours des jours suivants.

Il est commode d'estimer la diminution subie en exprimant les valeurs successivement atteintes en % des valeurs initiales. Une telle estimation, précisément indépendante de ces valeurs, permet d'uniformiser les résultats entre les Vers composant les séries et même entre diverses séries. Ces % sont donnés au tableau D. Leurs moyennes, ainsi que la thermogenèse moyenne successive, figurent au tableau I ci-dessous.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	3	4
Thermogenèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	3,77 $\pm 0,45$	2,15 $\pm 0,27$	1,61 $\pm 0,29$	1,34 $\pm 0,24$	1,21 $\pm 0,25$
Pourcentages moyens pour le poids	100,00	91,99	87,92	84,34	82,04
Pourcentages moyens pour la thermogenèse	100,00	57,02	43,08	33,41	30,51

Tableau I

Séries du 15/6/1963

Thermogenèse moyenne et pourcentages moyens de poids
et de thermogenèse au cours du jeûne

On observe une perte de thermogenèse de 42,98%, très supérieure à la perte de poids (8,01%) au cours de la première journée d'inanition.

Il faut remarquer aussi que, si les pertes initiales sont les plus fortes dans les deux cas, elles ne le sont que de peu pour le poids, alors que durant le même laps de temps, les 3/4 de la diminution totale de thermogénèse sont déjà atteints.

SERIES DU 1er SEPTEMBRE 1963

Cette expérience ne comporte que 9 Vers, le Ver n° 4 étant mort au bout de 48 heures. Les résultats moyens obtenus sont rassemblés dans le tableau II.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	3	4	5
Thermogénèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	3,91 ±0,36	2,16 ±0,27	1,91 ±0,32	1,88 ±0,41	1,61 ±0,18	1,43 ±0,25
Pourcentages moyens pour le poids	100,00	94,84	92,16	88,09	84,94	82,56
Pourcentages moyens pour la thermogénèse	100,00	55,24	48,84	45,31	43,46	42,84

Tableau II

Séries du 1/9/1963

Thermogénèse moyenne et pourcentages moyens de poids
et de thermogénèse au cours du jeûne

La thermogénèse moyenne du premier jour est de $3,91 \pm 0,36$ cal/h/g. Elle ne diffère pas de la précédente, les intervalles de confiance respectifs englobant la moyenne de l'autre série.

L'évolution des poids et thermogénèse relative est également semblable, la comparaison des pourcentages par rapport au jour 0 ne montrant pas de différences appréciables.

SERIES DU 13 OCTOBRE 1963

Les résultats figurent au tableau III.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	3	4	5
Thermogenèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	2,45 ±0,23	2,04 ±0,27	1,59 ±0,16	1,50 ±0,25	1,39 ±0,16	1,11 ±0,22
Pourcentages moyens pour le poids	100,00	96,64	92,97	89,53	86,26	82,76
Pourcentages moyens pour la thermogenèse	100,00	83,55	65,56	57,63	53,34	45,33

Tableau III

Séries du 13/10/1963

Thermogenèse moyenne et pourcentages moyens de poids
et de thermogenèse au cours du jeûne

Au premier abord, cette série semble diverger par rapport aux précédentes. Le poids y évolue de façon similaire mais la thermogenèse initiale moyenne se trouve à un niveau inférieur et sa décroissance est moins rapide. Je pense que les différences observées ne proviennent pas d'une évolution propre à cette série. Si on compare non plus les pourcentages de perte mais les valeurs moyennes successives de la thermogenèse, seule la thermogenèse initiale diffère significativement. Dès le 2ème jour, le niveau thermogénétique atteint est du même ordre que celui des séries précédentes. La valeur inférieure des pourcentages provient du fait que le niveau initial en regard duquel ils sont estimés est plus bas, alors que les valeurs qui lui sont comparées sont du même ordre dans toutes les séries. En fait, le laps de temps écoulé entre le dernier repas et le passage au calorimètre avait été allongé pour cette série. Par suite les valeurs mesurées sont déjà affectées par la décroissance. Si cela est peu sensible pour le poids, en raison des faibles pertes relatives qu'il subit, la thermoge-

nèse est au contraire atteinte de façon marquée. Cela laisse à penser que sa décroissance doit débiter très rapidement.

RESULTATS GLOBAUX

Une autre série, encore plus tardive, a été effectuée en automne et fournit les mêmes résultats que les séries estivales. Il me semble donc légitime de penser que la saison n'intervient pas pour modifier les phénomènes observés et que, par conséquent, l'anomalie de la série du 13 octobre résulte bien d'une erreur expérimentale.

Je donne donc dans le tableau IV les valeurs relatives à l'ensemble de mes essais soit 46 Vers, la série du 13 octobre ne figurant pas dans ce calcul.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	3	4	5
Thermogénèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	3,44 ±0,36	2,12 ±0,14	1,71 ±0,14	1,54 ±0,14	1,32 ±0,12	1,22 ±0,14
Pourcentages moyens pour le poids	100,00	94,75	91,81	90,56	88,62	85,72
Pourcentages moyens pour la thermogénèse	100,00	61,62	49,70	44,76	38,37	35,46

Tableau IV

Thermogénèse moyenne et pourcentages moyens
de poids et de thermogénèse en fonction du jeûne
pour l'ensemble des mesures effectuées

Ces valeurs me paraissent caractéristiques de l'évolution subie par les grandeurs mesurées du fait du jeûne, quel que soit le poids ou le Ver considéré et pour un âge donné, ici le IVe.

B) - INTERPRETATION -

Elle concerne deux points : poids et thermogenèse, que j'examinerai séparément.

LE POIDS

La diminution de poids est d'étiologie simple. En effet, la survie pendant le jeûne, pour tous les êtres vivants, ne peut être maintenue qu'au prix d'une consommation des réserves. Chez le Ver à soie, dont la croissance et les besoins nutritifs sont intenses, cette consommation se fait rapidement. A ce titre, les données biochimiques que nous possédons sont particulièrement édifiantes.

La chenille perd du poids de façon constante et d'autant plus qu'aux pertes de réserves s'ajoute une forte perte d'eau. Lorsque ces pertes sont trop fortes, l'affaiblissement devient critique et la mort survient. La diminution maximale du 1er jour provient en grande partie de l'excrétion. Celle-ci cesse en effet après 24 heures et jusqu'à l'approche de la mort. A ce dernier instant, les Vers vident complètement leur tube digestif mais les excréments rejetés, rougeâtres et semi-liquides, sont alors bien différents des excréments normaux.

LA THERMOGENESE

Son évolution est beaucoup plus marquée et sans commune mesure avec celle que suit le poids. Puisque les valeurs sont rapportées à l'unité de poids, il ne peut être question de relier la décroissance observée avec celle qu'accuse ce même poids ; d'autre part, l'affaiblissement ainsi causé ne saurait expliquer l'effet immédiat que l'on observe. Ce sont donc les caractéristiques mêmes du métabolisme qui sont en cause.

Il faut noter que le niveau de thermogenèse atteint le 2ème jour n'est pas très différent de celui des Vers en mue. Le parallélisme de ces deux situations m'a amené à attacher de l'importance à une réduction d'activité après 24 heures de jeûne, qui est d'autant plus probable que les thermogrammes deviennent plus réguliers à partir de ce moment. Toutefois, connaissant l'importance relative que j'attribue lors de l'examen des courbes aux mouvements supposés des Vers (de l'ordre de 20%), ce seul facteur

me semble insuffisant.

Il faut dire également que les conditions requises pour la mesure d'un métabolisme basal sont atteintes au 2ème jour de l'expérience. Le tube digestif doit être presque vide, comme l'arrêt de l'excrétion en fait foi ; d'autre part, le taux de glycogène ne représentant plus que les 21,1% de sa valeur initiale, les lipides doivent être consommés à partir de cet instant. Autrement dit, la thermogénèse après 1 jour d'inanition pourrait être une image assez fidèle du métabolisme basal des Vers.

Cette hypothèse permet d'envisager une seconde cause à la décroissance de la thermogénèse : il s'agit de la disparition des calories représentant l'énergie dissipée lors des phénomènes digestifs et assimilateurs, en particulier de l'A.D.S. et des dégradations subies par les ingestsats.

La décroissance de thermogénèse pourrait alors s'expliquer comme suit :

- Dans une première phase, de 24 heures au moins, il y aurait passage progressif du métabolisme d'entretien au métabolisme basal par disparition des dépenses énergétiques liées à la digestion et à ses conséquences chimiques ultérieures, ainsi que par diminution d'activité. Le glycogène serait consommé massivement. Ces faits entraîneraient une diminution importante (de l'ordre de 40%) de la thermogénèse relative.

- Dans une seconde phase, la diminution plus lente et progressive traduirait un abaissement pathologique du métabolisme basal par la dégradation de l'organisme et l'épuisement des réserves. La fraction lipidique assurerait la survie momentanée.

Il était intéressant de tenter l'analyse des faits au cours des premières 24 heures. J'expose ci-après les résultats obtenus.

C) - EVOLUTION DURANT LES PREMIERES 24 HEURES -

Ainsi que la série faussée du 13 octobre 1963 me l'avait laissé entrevoir, la diminution débute rapidement et immédiatement. J'ai suivi cette évolution initiale sur deux Vers, pris l'un sitôt après le dernier repas (Ver n° 2), l'autre après un jeûne de 2 heures environ (Ver n° 1).

J'ai enregistré la thermogénèse de ces animaux 1 heure sur 2, soit au total pendant 18 h 30 pour le Ver n° 1 et 16 h pour le Ver n° 2 (fig. 8).

Les poids ont été notés avant chaque enregistrement et j'ai également tenu compte de l'excrétion. On trouvera dans le tableau V les chiffres fournis par la thermogénèse ainsi que les pertes subies en pourcentage horaire.

Heures	VER n° 1		VER n° 2	
	thermogenèse cal/h/g.	perte/heure en %	thermogenèse cal/h/g.	perte/heure en %
9h20-11h30	2,61	-	-	-
11h40-13h40	2,17	- 8,27	4,03	-
14h20-16h00	1,87	- 4,72	2,86	- 11,62
17h55-18h20	1,43	- 5,62	2,55	- 2,53
19h35-20h40	1,46	+ 1,04	2,16	- 4,84
21h40-22h30	1,40	- 1,15	2,04	- 1,49
23h50- 0h40	1,18	- 4,21	1,65	- 4,34
1h30- 2h30	1,07	- 2,11	1,69	+ 1,21
3h05- 3h45	1,47	+26,78	1,53	- 2,64

Tableau V

Evolution de la thermogénèse
au cours des premières 24 h. de jeûne

Il semble que la diminution soit affectée de nombreuses irrégularités dont l'origine réside peut-être dans les mouvements des animaux ; en particulier, au vu des thermogrammes, la forte remontée observée pour le Ver n° 1 à la fin de l'expérience semble provenir d'une reprise d'activité musculaire. Néanmoins, il apparaît une diminution nettement plus marquée dans les premières heures, diminution moins forte par la suite. L'excrétion cesse chez le Ver n° 1 à 17 h et pour le Ver n° 2 à 0 h 40.

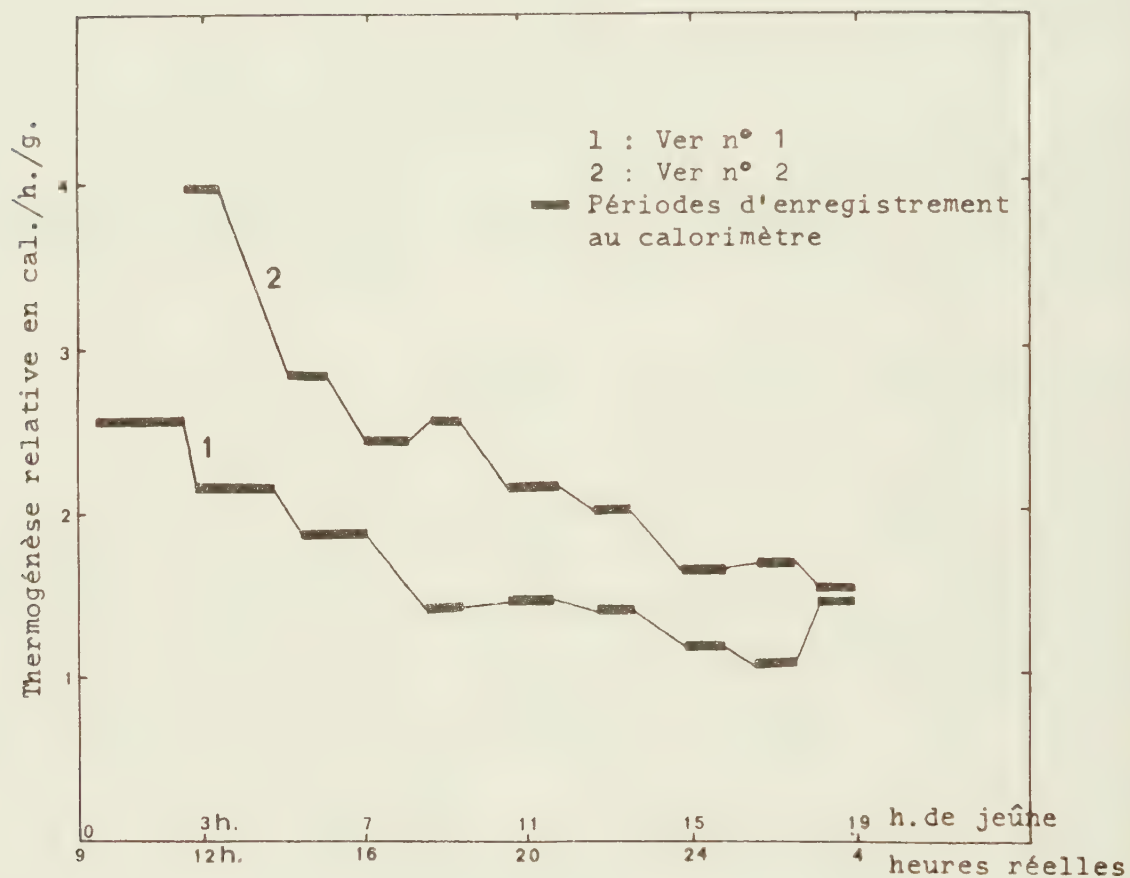


FIGURE 8 - Evolution de la thermogénèse relative
durant les premières 24 heures.

En d'autres termes, les phénomènes observables au cours de la durée totale du jeûne se retrouvent à moindre échelle durant le 1er jour mais il est nécessaire de multiplier ce genre d'expériences pour conclure.

D) - CONCLUSION -

Les effets observés à la suite du jeûne expérimental chez le Ver à soie influent sur le poids et la thermogénèse.

- Le poids diminue constamment et régulièrement par consommation des réserves utilisées pour la survie et perte d'eau. L'excrétion au 1er jour entraîne une perte un peu plus forte.

- La thermogénèse décroît de 40% environ au cours de la première journée. Par la suite, sa diminution est plus progressive et au total la baisse observée est de 63%. La disparition des pertes énergétiques liées au travail digestif et à l'assimilation des ingestats, ainsi qu'une réduction d'activité, pourraient expliquer la chute initiale. Ensuite le métabolisme se dégraderait progressivement.

- On peut envisager de situer le métabolisme basal du Ver à soie à la jonction de ces deux mécanismes, soit vers le 2ème jour et au niveau de 2,12 cal/h/g.

- Enfin une étude continue sur la première journée de jeûne permet de retrouver l'allure générale des phénomènes globaux.

CHAPITRE V

MODIFICATIONS

DES CONDITIONS EXPERIMENTALES

I - EXPERIENCES DE REALIMENTATION

A) - SCHEMA EXPERIMENTAL -

Si des modifications du schéma expérimental n'étaient guère possibles techniquement, j'avais la possibilité de faire varier le mode d'application du jeûne. Parmi les divers changements possibles (jeûne "en chaîne", intermittent) et afin d'éviter de compliquer les faits observés, j'ai choisi la distribution d'un repas unique au cours de la période d'inanition.

Il fallait déterminer l'instant de cette réalimentation. Afin de tester le comportement initial des Vers en expérience et pour ne pas masquer les réactions précédemment mises en évidence, le repas devait être fourni postérieurement au 2ème jour d'expérience. En outre, une réalimentation trop tardive jouant sur des animaux trop affaiblis et inappétents risquait d'être sans grande signification.

J'ai donc tenté deux essais de réalimentation, l'un au 3ème jour d'expérience, l'autre au 4ème (soit 2 jours et 3 jours de jeûne).

B) - COMPORTEMENT DES TEMOINS -

J'ai soumis quelques Vers au traitement standard afin de vérifier les lots utilisés. Leur thermogénèse moyenne est de $3,23 \pm 0,14$ cal/h/g. au 1er jour. La perte subie est de 45,12% après 24 heures et 62,72% à la fin de l'expérience. Ces valeurs ne diffèrent pas de leurs homologues pour l'ensemble des Vers testés auparavant. Il en est de même pour le poids. J'en conclus que le lot se comporte normalement.

C) - REALIMENTATION AU TROISIEME JOUR D'EXPERIENCE -

Elle concerne 10 Vers au total, répartis sur deux séries différentes. Pour la commodité de l'exposé, je réunis les mesures les concernant dans les tableaux VI et E. Le numéro des Vers et la date d'expérience permettent de distinguer les chenilles d'une même série.

Le comportement initial est classique et je ne m'y attarde pas plus. Il apparaît que l'apport d'un repas en cours de jeûne provoque non seulement une augmentation de poids qui résulte directement de l'ingestion, mais aussi une remontée thermogénétique appréciable.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	R*	3	4	5
Thermogénèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	4,16 $\pm 0,79$	2,17 $\pm 0,41$	1,55 $\pm 0,36$	3,22 $\pm 0,49$	1,84 $\pm 0,32$	1,45 $\pm 0,02$	1,42 $\pm 0,03$

Tableau VI

Expériences de réalimentation au 3ème jour
Thermogénèse moyenne des Vers

On peut estimer l'ampleur de cette "néothermogénèse" en l'exprimant par rapport à la thermogénèse relative initiale (ces pourcentages fi-

*R = Réalimentation

gurent au tableau F). Sauf dans un cas (Ver n° 5), elle lui reste toujours inférieure. Elle en représente 80,40% en moyenne.

Pour le poids, l'augmentation se montre plus intense ; tous les animaux dépassent nettement leur poids primitif. La quantité de feuilles ingérées est en effet très supérieure à la perte subie du fait du jeûne. En valeur absolue, le gain de poids varie, mais il représente de façon beaucoup plus uniforme environ 22% du poids à l'instant précédant la réalimentation (tableau F).

Par contre, si on exprime la thermogénèse après la réalimentation en pourcentage de la thermogénèse avant réalimentation, aucune homogénéité n'apparaît dans les résultats. La seule observation possible est que l'augmentation est très importante, la thermogénèse pouvant aller jusqu'à tripler après l'ingestion du repas.

Une fois les effets du repas disparus, soit à partir du 4ème jour d'expérience, les phénomènes classiques décrits pour le début de l'inanition apparaissent à nouveau. Poids et thermogénèse diminuent en 24 heures respectivement de 9% et de 43%. Ces chiffres sont du même ordre que ceux notés au début du jeûne.

D) - REALIMENTATION AU QUATRIEME JOUR D'EXPERIENCE -

Elle concerne 11 Vers appartenant à trois séries. Les résultats figurent au tableau G et au tableau VII ci-dessous.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	3	R	4	5
Thermogénèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	4,13 ±1,01	1,97 ±0,38	1,60 ±0,41	1,33 ±0,32	2,65 ±0,41	1,67 ±0,38	1,12 ±0,23

Tableau VII

Expériences de réalimentation au 4ème jour
Thermogénèse moyenne des Vers

Les effets de la réalimentation sont absolument identiques dans leur aspect général. Seules les valeurs chiffrées diffèrent, quoique le nombre d'individus par échantillon soit trop faible pour les rendre statistiquement significatives.

- La néothermogenèse et le poids nouveau représentent une fraction moindre des valeurs initiales, qui sont du même ordre dans les deux types d'expériences. Ceci s'explique par le fait que le repas pris au 4ème jour influe sur des valeurs de poids et de thermogenèse moindres que celles atteintes 24 heures plus tôt. La néothermogenèse représente encore 70,50% et le poids 105,30% des valeurs au début de l'expérience.

- Le gain de poids obtenu après le repas représente une fraction à peu près constante du poids précédant celui-ci, et qui est de 18%. Le Ver n° 1' a été exclu de ce calcul car, avec un accroissement de poids de 48%, son comportement m'a paru aberrant.

- La néothermogenèse est également moindre par rapport aux valeurs avant le repas que pour les essais réalisés au 3ème jour. Il est probable que les Vers, plus affaiblis, absorbent proportionnellement moins de nourriture.

- Les effets ultérieurs à la réalimentation sont du même ordre. Le poids diminue de 7,30% et la thermogenèse de 41,40% dans les 24 heures qui suivent le repas.

E) - CONCLUSION -

Les conséquences d'une réalimentation en cours de jeûne sont les suivantes :

- La distribution d'un repas amène une reprise de poids et de thermogenèse relative. Ceci est rapide et intense. Le nouveau poids atteint dépasse le poids initial. La thermogenèse relative représente quant à elle entre 70 et 80% de sa valeur en début d'expérience.

- Une fois les effets du repas distribué terminés, les processus liés au jeûne reprennent : diminution de poids faible et chute intense (40%) de la thermogenèse durant les 24 heures qui suivent le repas.

II - ALIMENTATION SUR SCORSONERE

J'ai exposé chapitre III les résultats obtenus par élevage sur Scorsonère en ce qui concerne la thermogénèse larvaire. Les modifications observées n'étaient que de minimes variations de détail. Par contre, le même traitement pouvait influencer sur le comportement des Vers vis-à-vis du jeûne, la qualité de la nourriture n'étant plus la même.

A) - EXPERIENCES DE JEUNE ABSOLU -

J'y ai soumis 10 Vers, constituant les séries du 21 décembre 1964. Les résultats figurent au tableau VIII.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	3	4	5
Thermogénèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	2,89 ±0,38	1,42 ±0,10	1,34 ±0,11	-	1,10 ±0,19	-
Pourcentages moyens pour le poids	100,00	94,78	90,97	-	86,29	-
Pourcentages moyens pour la thermogénèse	100,00	49,13	46,36	-	38,06	-

Tableau VIII

Elevage sur Scorsonère
Thermogénèse moyenne et pourcentages moyens de poids
et de thermogénèse au cours du jeûne

Il apparaît que l'alimentation sur Scorsonère ne modifie l'évolution ni du poids ni de la thermogénèse au cours d'expériences de jeûne absolu. Ni les valeurs absolues ni les pourcentages ne sont significativement différents.

B) - EXPERIENCES DE REALIMENTATION -

J'ai distribué à 6 Vers un repas au début du 3ème jour d'expérience, la réalimentation à cet instant donnant des résultats plus marqués et le métabolisme ne semblant pas encore très touché.

Les phénomènes globaux observés sont les mêmes. L'allure générale ne change pas. Les résultats figurent au tableau IX.

Nombre de j. de jeûne	0	1	2	R	3	4	5
Thermogenèse moyenne (cal/h/g) et intervalle de confiance	3,07 ±0,47	1,68 ±0,20	1,13 ±0,17	3,56 ±0,60	1,83 ±0,42	-	1,22 ±0,42

Tableau IX

Elevage sur Scorsonère
Expériences de réalimentation au 3ème jour
Thermogenèse moyenne des Vers

Par contre, les pourcentages divers que l'on peut calculer montrent quelques différences (tableau H).

- La néothermogenèse dépasse la thermogenèse de départ. Elle représente en moyenne 116% de celle-ci. Le poids est lui aussi supérieur ; il atteint 109%.

- La quantité de nourriture ingérée semble supérieure, le gain de poids étant de 25% du poids avant la réalimentation.

- Le gain de thermogenèse est très élevé, la thermogenèse antérieure au repas a triplé, ou plus, après celui-ci.

La cause de cet accroissement général des processus liés à la réalimentation pourrait se trouver dans le fait que la qualité nutritive du Scorsonère est moindre. En effet, les Vers ainsi nourris ont tendance à consommer davantage, ce qui compense la qualité inférieure. Il en est sans doute de même après un jeûne de 48 heures. L'assimilation jouant sur une quantité de matériaux plus élevée devra fournir un dégagement calorique plus grand.

- Par contre, l'intensité de la décroissance ultérieure reste la même. Le poids baisse de 7% et la thermogénèse de 51,40% dans les 24 heures qui suivent la réalimentation.

C) - CONCLUSION -

- Une modification des conditions d'élevage portant sur la nourriture - ici remplacement du mûrier par le Scorsonère - ne provoque aucune variation significative dans l'évolution des processus mis en jeu par le jeûne, tant qualitativement que quantitativement.

- Par contre, l'effet de la réalimentation au 3ème jour est soumis à l'influence du changement de nourriture. L'alimentation sur Scorsonère semble intervenir en augmentant la réponse obtenue à la suite du repas. La cause pourrait se trouver dans l'obligation qu'ont les Vers ainsi nourris d'ingérer plus, la qualité des aliments fournis leur convenant moins.

- Les phénomènes ultérieurs à la réalimentation sont en tous points identiques à ceux observés avec une alimentation normale sur mûrier.

III - INTERPRETATION

L'étude de ces modifications du schéma classique de départ fait apparaître deux faits essentiels :

- L'apparition d'un métabolisme de réalimentation sous l'action du repas.

- La constance de l'action du jeûne sur les processus métaboliques envisagés.

- Le métabolisme de réalimentation se caractérise par la reprise de thermogénèse, accompagnée d'une reprise de poids.

En ce qui concerne ce dernier, l'ingestion suffit à expliquer les faits observés. Il faut remarquer toutefois que l'ingestion est proportionnelle au poids, ce qui n'est pas le cas dans les conditions normales de

croissance. Ceci est sans doute l'effet d'une stimulation due au jeûne et probablement liée à l'accroissement des besoins des animaux. Ce fait a été déjà signalé (LEGAY) (7).

L'augmentation de thermogénèse doit résulter d'une reprise des processus métaboliques normaux. L'importance signalée de l'ingestion doit s'ensuivre d'une assimilation intense. Il en résulte une augmentation de l'activité du tube digestif et des systèmes enzymatiques qui président à l'utilisation des ingestats. Ceci entraîne une dépense énergétique accrue. Le fait que le niveau initial ne soit pas atteint dans le cas des Vers nourris de mûrier peut s'expliquer par une atteinte partielle de l'organisme dont les capacités de "récupération" seraient émoussées. Cela peut aussi dépendre du fait que les calories dégagées sont rapportées à un poids constitué en grande partie de feuilles fraîchement ingérées, matériel à peu près inerte. Il se peut qu'il y ait alors erreur par défaut sur la thermogénèse relative.

Il faut noter que le métabolisme de réalimentation est sensible à divers facteurs physiologiques et éthologiques, ou externes. Le moment de distribution du repas intervient : les effets observés sont d'autant moindres qu'il est distribué tardivement. Ceci provient certainement d'une atteinte progressive irréversible de l'organisme. La qualité du repas joue également un rôle. Le Scorsonère, moins bien utilisé, est ingéré en plus grande quantité : la reprise de thermogénèse est augmentée par rapport au mûrier.

- La constance des effets du jeûne est à mettre en opposition avec la variabilité des phénomènes liés à la réalimentation. J'ai observé, dans tous les cas où le jeûne intervenait, les mêmes résultats qualitatifs et quantitatifs. Ni la réalimentation préalable, ni une alimentation différente, ni la combinaison de ces deux variations, ne produisent le moindre changement par rapport au traitement de base examiné chapitre IV en ce qui concerne les effets du jeûne.

Ceux-ci constituent une réaction fondamentale des chenilles de Bombyx vis-à-vis de cette agression, quelles que soient les variantes selon lesquelles elle se présente.

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS GENERALES

I - RAPPEL DES RESULTATS

- La thermogenèse relative du Ver à soie élevé sur mûrier subit durant la croissance larvaire plusieurs variations dont l'observation permet d'établir un cycle dont l'élément de base est l'intermue.

La thermogenèse est toujours minimum en période de mue et maximum vers le 2ème jour de chaque âge. Un bref maximum pendant la mue traduit l'importance des efforts lors de l'exuviation.

La thermogenèse maximum au Ve âge est supérieure à sa valeur à la naissance. Elle augmente au long de la vie larvaire.

- L'application, au 2ème jour du IVe âge, du jeûne absolu entraîne une diminution continue de poids et de thermogenèse. Cette dernière accuse une chute très marquée (40% environ) durant les premières 24 heures, période qui résume l'évolution globale, si on l'étudie en continu.

- L'intervention d'une réalimentation (un seul repas) en cours de jeûne, après 48 ou 72 heures, amène une reprise marquée de poids et de thermogenèse. Cette dernière n'atteint cependant pas sa valeur initiale. Le niveau est d'autant plus élevé que le repas est distribué plus tôt. L'effet du repas disparu, les phénomènes relatifs au jeûne absolu réapparaissent inchangés.

- Des conditions alimentaires différentes (élevage sur Scorsonère) ne modifient jamais les faits rapportés ci-dessus dans leur allure générale. Seule l'importance des phénomènes liés à la réalimentation est augmentée.

- Par suite, les résultats concernant les effets du jeûne et la thermogénèse larvaire paraissent fondamentaux car aucune modification expérimentale ne fait varier leur allure générale.

II - VALIDITE DES RESULTATS

Pratiquement et à conditions égales, les résultats ne sont soumis qu'aux erreurs dues à l'appareillage. J'ai dit chapitre II qu'elles étaient difficiles à apprécier. Seule l'erreur due aux oscillations du chariot suiveur de spot peut être estimée à $\pm 0,0026$ cal/h. Cette erreur est négligeable devant l'importance des débits thermiques enregistrés au cours de cette étude.

Il reste les variations imprévisibles causées par les phénomènes d'humidité à l'intérieur de la cellule expérimentale. Je pense que leur importance ne doit pas suffire, dans le cadre de ce travail, pour fausser les résultats obtenus. Tout au plus peut-on penser que certaines valeurs (au 1er âge larvaire notamment) ont été affectées par celles-ci, encore que les phénomènes observés puissent correspondre effectivement aux faits réels. N'ayant aucun moyen de trancher, j'ai préféré ne pas tenir compte de ces résultats autant que des autres qui, eux, ne me paraissent guère discutables compte tenu de leur ampleur.

Il faut encore signaler que les conditions d'espace, d'éclairage, qui règnent dans la cellule expérimentale sont assez peu naturelles. Toutefois elles sont identiques d'une expérience à l'autre. La comparaison des phénomènes reste donc parfaitement valable.

III - INTERPRETATION

L'interprétation des résultats m'a amené à émettre plusieurs hypothèses. Je vais discuter ici plus en détail les points qui me paraissent les plus intéressants.

A) - LE METABOLISME DE JEUNE -

Le fait caractéristique est évidemment la brutale diminution de thermogénèse qui se produit au cours de la première journée d'inanition. Cette diminution débute très rapidement puisqu'elle s'effectue en majeure partie dans les cinq premières heures environ qui suivent le dernier repas.

Cette rapidité m'incite à penser que la diminution initiale n'est pas due à une réaction de l'organisme vis-à-vis d'un jeûne de courte durée. S'il en était ainsi, en effet, dans les conditions habituelles d'élevage séricicole (repas de 3 heures toutes les 6 heures environ), cette réaction devrait apparaître constamment, ce qui est très peu probable physiologiquement.

Je pense que la cause de cette diminution initiale doit donc être cherchée au niveau de la disparition des calories provenant de l'activité digestive et assimilatrice. Cette hypothèse n'est pas nouvelle puisque de tels faits sont bien connus et admis en physiologie des Vertébrés.

Chez diverses races de porcs, quel que soit le sexe, le métabolisme après 24 heures de jeûne a diminué de 50% pour un animal de 75 kg et de 40% pour un animal de 200 kg, le poids modifiant les pourcentages (ALBRITTON in JACQUOT & al.) (17). Chez le mouton, le métabolisme d'animaux bien nourris chute de 36% durant les 9 premiers jours de jeûne. Après 3 jours la chute est déjà de 28% (MARSTON in JACQUOT & al.) (17). Chez la poule, le délai est plus court. Après 24 heures, le métabolisme de jeûne est atteint ; la chute est de 30% environ (ROMIJN & LOKHORST) (23). La similitude est grande avec mes propres résultats. Seul le délai exigé pour atteindre le métabolisme de jeûne diffère. Dans tous les cas cités, l'explication proposée fait appel à la disparition des calories dues à la digestion et à l'A.D.S., les animaux passant ainsi du métabolisme d'entretien au métabolisme basal.

Je pense que la diminution observée chez le Ver à soie durant les premières heures peut relever de la même cause. Toutefois, cette intervention ne saurait expliquer la totalité des faits observés.

Il semble que l'activité des chenilles soit ralentie après 24 heures de jeûne. Les réserves immédiatement mobilisables sont alors en très grande partie consommées. Au fur et à mesure de cette consommation doit s'établir, en réaction de l'organisme au stress imposé, une régulation du

métabolisme. Cette régulation serait à l'origine de l'installation d'un régime d'activité ralentie, qui économiserait les réserves encore disponibles et réduirait l'énergie libérée sous forme de chaleur. Le déclenchement de cette régulation pourrait être humoral ou nerveux, ou les deux, l'origine se trouvant dans la diminution du taux de glycogène du corps. Cette baisse de glycogène peut aussi intervenir d'ailleurs pour diminuer l'activité, mais nous verrons que l'intervention d'une régulation est plus probable. Cette régulation aboutirait au métabolisme de jeûne proprement dit, après le 1er ou 2ème jour d'inanition.

Les hypothèses envisagées ne laissent pratiquement de place qu'à l'intervention d'un comportement individuel. En effet, la disparition des calories d'origine digestive et la régulation métabolique sont des phénomènes peu sensibles aux variations extérieures, dans le cadre des expériences effectuées. Ceci expliquerait la constance remarquable que l'on observe dans l'établissement du métabolisme de jeûne, malgré les modifications des schémas expérimentaux. Le niveau du métabolisme de jeûne est d'ailleurs beaucoup plus uniforme entre les Vers que le niveau d'entretien, comme le montre la diminution des intervalles de confiance des moyennes (ce qui correspond à une diminution de la variance).

En conséquence, l'établissement du métabolisme de jeûne se ferait en deux phases successives chez le Bombyx :

- disparition des calories dues au travail digestif et à l'A.D.S. pendant les premières heures, fait bien établi chez les Vertébrés supérieurs.

- mise en place d'un métabolisme d'économie à la suite d'une régulation dont le déclenchement pourrait dépendre de la valeur du taux de glycogène.

B) - LE METABOLISME DE REALIMENTATION -

J'appelle ainsi le niveau thermogénétique atteint après la distribution du repas, successive à 48 heures ou 72 heures de jeûne.

En valeur relative, ce niveau reste inférieur au niveau initial. J'ai signalé à ce sujet chapitre V la possibilité d'une erreur par défaut

sur la thermogénèse relative. Celle-ci est en effet ramenée à un poids trop fort, car composé en part importante de feuilles à peu près inertes énergétiquement. Il importe de considérer la thermogénèse absolue.

Pour les Vers réalimentés au 3ème jour, les Vers n°s 5 et 5' du 5/9/1964 dépassent leur thermogénèse absolue initiale. Le niveau thermogénétique absolu moyen représente 88% du niveau initial. Les Vers n° 4 du 12/6/1964 et n° 3' du 18/6/1964, réalimentés au 4ème jour, dépassent leur valeur initiale correspondante. La moyenne pour les Vers réalimentés au 4ème jour étant de 70% de la thermogénèse absolue initiale. Si la marge entre les deux niveaux se réduit grâce à la correction effectuée chez les Vers nourris au 3ème jour, elle ne bouge pas chez ceux qui le sont au 4ème, et de toute façon le niveau initial n'est jamais atteint.

La remontée de thermogénèse se montre proportionnelle au poids, les animaux les plus lourds sont ceux dont le niveau calorique augmente le plus. J'ai montré que le gain de poids était lui-même proportionnel au poids. J'ai tenté alors d'établir un rapport $\frac{\text{gain calorique}}{\text{gain de poids}}$. Ce rapport montre qu'une proportionnalité assez bonne existe entre ces deux données. Les valeurs varient assez largement : pour les animaux réalimentés au 3ème jour la moyenne est de $10,59 \pm 0,79$ et au 4ème jour de $9,46 \pm 0,68$, valeurs non significativement différentes.

La proportionnalité observée m'a conduit à penser que la remontée thermogénétique pouvait provenir de la réapparition des calories d'origine alimentaire. Ceci est très probable et le fait que les aliments soient ingérés en quantité variable selon le poids et, sans doute, selon le besoin des Vers, expliquerait la variabilité observée, et aussi qu'un changement d'alimentation modifie l'importance des phénomènes. En effet la Scorsonère amène une augmentation plus forte de thermogénèse, qui dépasse nettement le niveau au début de l'expérience. L'ingestion dans ce cas est plus forte et le rapport mentionné plus haut atteint $13,71 \pm 1,72$. Ceci semble provenir d'une moins bonne utilisation des aliments, accompagnée d'une dépense énergétique plus élevée (à comparer avec la paille chez les Bovins) ; mais ceci reste à vérifier.

La thermogénèse remonte très rapidement et l'activité des Vers reprend, alors que les réserves ne sont pas encore reconstituées. En effet, ce n'est qu'après deux jours d'alimentation, consécutifs à quatre jours de

jeûne que le glycogène atteint 90% de son taux initial chez Bombyx (BAUD) (11). Par conséquent l'activité doit reprendre à la suite de la levée de la régulation métabolique d'économie envisagée pour le métabolisme de jeûne. Cette suppression s'obtiendrait par des stimuli divers liés à la présence de la nourriture, ce qui est connu chez les Bovins et n'est pas improbable dans le cas qui m'intéresse.

Le métabolisme de réalimentation semble résulter de :

- la réapparition d'une activité normale dès le début du repas, par la levée de la régulation métabolique installée à la suite du jeûne. Les réserves se reconstitueraient ensuite peu à peu.

- la réapparition des calories " digestives et assimilatrices " après le repas.

Le niveau atteint n'est pas le niveau initial. Il se peut que le retour à la normale soit rendu impossible par une dégradation pathologique progressive de l'organisme, ce que confirment les différences observées entre la réalimentation au 3ème jour et celle au 4ème jour.

C) - LE METABOLISME BASAL -

Dans deux circonstances très différentes, il m'a semblé que le niveau thermogénétique des chenilles pouvait représenter le niveau basal du métabolisme. Il s'agit d'une part de la thermogenèse d'entrée en mue, d'autre part de la thermogenèse après 24 heures d'inanition. Le problème qui se pose est de savoir si le métabolisme basal peut se définir chez le Ver à soie et, dans l'affirmative, au quel de ces deux instants.

Les trois conditions retenues chez les Vertébrés : neutralité thermique, repos, jeûne, sont-elles applicables aux insectes ? Je pense que oui, du moins sur le plan théorique. La neutralité thermique pourrait utilement être remplacée par le thermopreferendum chez les poïkilothermes. Les autres conditions restent valables, mais elles sont obligatoires. Par exemple, lorsque PRAT (21) parle de métabolisme basal pour le régime d'économie de la Blatte, il néglige de préciser les conditions alimentaires des animaux étudiés. La discussion se fera sur la base des conditions envisagées plus haut.

T A B L E A U X

Age	Périodes	Nombre de Vers	Sensibilité Résistance	Poids unitaire (g.)	Cal/h. par individu	Thermogénèse en cal/h/g.
I	3j	5	0Ω G.S.	0,0037	0,0060	1,63
	5j	5	"	0,0043	0,0071	1,66
	entrée mue	5	"	0,0047	0,0040	0,85
II	sortie mue	5	0Ω G.S.	0,0039	0,0086	2,22
	2j	5	"	0,0137	0,0544	3,97
	4j	5	0Ω P.S.	0,0213	0,0575	2,70
	entrée mue	5	"	0,0320	0,0710	2,22
	sortie mue	2	0Ω P.S.	0,0250	0,0587	2,35
III	1j	2	"	0,0284	0,0710	2,50
	2j	2	"	0,0545	0,3463	5,37
	3j	2	"	0,1215	0,6120	5,04
	4j	2	"	0,1570	0,5980	3,81
	5j	2	"	0,1630	0,6260	3,84
	entrée mue	2	"	0,1870	0,4820	2,58
	sortie mue	1	0Ω P.S.	0,1810	0,6640	3,67
IV	1j	1	500Ω G.S.	0,2400	1,2910	5,38
	2j	1	"	0,3511	2,1310	6,07
	3j	1	500Ω P.S.	0,4780	1,8498	3,87
	4j	1	"	0,6000	2,8260	4,71
	5j	1	"	0,7902	3,6820	4,66
	6j	1	"	0,8120	3,8480	4,74
	entrée mue	1	"	0,9070	1,9500	2,15
V	sortie mue	1	1000Ω G.S.	0,7990	3,5630	4,46
	1j	1	"	0,9734	4,9150	5,05
	2j	1	1000Ω P.S.	1,6523	11,9130	7,21
	3j	1	"	1,9423	4,2026	4,46
	4j	1	"	2,3736	9,0910	3,83
	6j	1	"	3,5420	10,1650	2,87

Tableau A - Thermogénèse larvaire.

Elevage sur mûrier.

Age	Périodes	Nombre de Vers	Sensibilité Résistance	Poids unitaire (g.)	Cal/h. par individu	Thermogenèse en cal/h/g.
I	entrée mue	5	0Ω G.S.	0,0060	0,0176	2,93
	1j	5	0Ω G.S.	0,0113	0,0249	2,17
	3j	5	"	0,0207	0,0345	1,67
II	4j	5	0Ω P.S.	0,0290	0,0452	1,56
	entrée mue	5	"	0,0341	0,0881	2,57
	sortie mue	2	0Ω G.S.	0,0325	0,0499	1,53
III	1j	2	0Ω P.S.	0,0670	0,2628	3,92
	2j	2	"	0,0885	0,3019	3,41
	4j	2	100Ω G.S.	0,1180	0,4729	4,00
	5j	2	"	0,1283	0,3444	2,68
	entrée mue	2	"	0,1500	0,3125	1,83
	sortie mue	1	100Ω G.S.	0,1640	0,3125	1,90
	1j	1	500Ω G.S.	0,3810	1,8280	4,79
IV	2j	1	500Ω P.S.	0,5930	3,9372	6,63
	3j	1	"	0,7600	4,7532	6,25
	4j	1	"	0,8736	4,5084	5,16
	5j	1	"	0,9650	3,4272	3,55
	entrée mue	1	500Ω G.S.	0,9888	1,9468	2,07
	sortie mue	1	500Ω P.S.	0,8330	2,4144	3,00
	1j	1	1000Ω P.S.	1,3000	6,9870	5,37
V	2j	1	"	2,1776	7,5684	3,51
	3j	1	"	2,7975	10,1082	3,61
	4j	1	"	3,3030	10,8930	3,29
	5j	1	"	3,7620	10,5162	2,79
	6j	1	"	3,8680	9,9552	2,57

Tableau B - Thermogenèse larvaire.
Elevage sur scorsonère.

		nombre de j de jeûne				
		0	1	2	3	4
Thermogenèse en cal/h/g.	n° des Vers					
	1	3,38	2,18	1,42	0,97	0,88
	2	4,01	2,01	1,75	1,46	1,43
	3	2,27	1,50	1,13		
	4	3,90	2,70	1,84		
	5	3,29	2,31	2,07	1,09	
	1'	4,50	2,28	1,69	1,87	1,18
	2'	4,19	1,82	1,59	1,27	1,10
	3'	4,39	2,06	2,07	1,35	1,46
	4'	4,11	2,72	1,82	1,36	
	5'	3,71	1,91	0,72		
Poids en g.	1	0,2022	0,1878	0,1838	0,1760	0,1699
	2	0,3533	0,3297	0,3243	0,3122	0,3048
	3	0,2110	0,1828	0,1740		
	4	0,1634	0,1513	0,1383		
	5	0,2004	0,1934	0,1782	0,1637	
	1'	0,2515	0,2260	0,2233	0,2122	0,2032
	2'	0,2452	0,2251	0,2223	0,2135	0,2037
	3'	0,3266	0,2948	0,2867	0,2709	0,2596
	4'	0,2006	0,1833	0,1735	0,1584	
	5'	0,1561	0,1504	0,1356		

Tableau C - Séries du 15-6-1963.

Données brutes de poids et de thermogenèse relative au cours du jeûne.

		nombre de j de jeûne			
		1	2	3	dernier jour
Thermogenèse	n° des Vers				
	1	64,49	42,01	28,69	26,03
	2	50,12	43,64	36,40	35,66
	3	60,07	49,77		
	4	69,23	47,17		
	5	70,21	62,91	33,13	33,13
	1'	50,66	37,55	41,55	26,22
	2'	43,43	38,87	30,31	26,25
	3'	46,92	47,15	30,75	33,25
	4'	66,18	44,28	33,09	33,09
	5'	51,48	19,49		
	1	92,87	90,90	87,04	84,02
	2	93,32	91,79	88,36	86,27
	3	86,63	82,46		
	4	89,31	84,63		
	5	96,41	88,92	81,68	81,68
Poids	1'	89,86	88,78	84,37	80,79
	2'	91,80	90,66	87,07	83,07
	3'	90,26	87,78	82,94	79,48
	4'	91,37	86,49	78,96	78,96
	5'	96,34	86,86		

Tableau D - Séries du 15-6-1963.

Valeurs successives en % de poids et de thermogenèse relative au cours du jeûne pour : 0 jour de jeûne = 100 %.

		nombre de j de jeûne							
		0	1	2	R	3	4	5	
Thermogenèse en cal/h/g.	n° des Vers								
	5-9-64	3	3,29	1,42	0,95	2,42	1,17	0,97	1,40
		4	3,09	2,31	1,54	2,55	1,98	1,23	1,11
		5	2,48	1,26	0,84	3,00	1,71	1,31	1,01
		3'	4,51	2,45	1,16	3,20	2,44	1,42	1,39
		4'	3,77	1,91	1,60	3,34	2,03	1,20	0,90
		5'	3,90	1,75	1,41	3,25	2,36	1,43	1,74
	12-9-64	2	5,07	2,69	2,14	4,38	2,14	1,89	1,78
		4	6,02	2,87	1,81	3,89	2,14	1,60	1,93
		2'	4,27	2,84	2,26	3,16	1,54	1,46	1,19
		4'	5,20	2,25	1,79	3,07	1,50	2,00	1,74
Poids en g.	5-9-64	3	0,3245	0,3008	0,2912	0,3667	0,3392	0,3279	0,3210
		4	0,3205	0,2980	0,2885	0,3528	0,3251	0,3167	0,3049
		5	0,2656	0,2525	0,2444	0,2996	0,2689	0,2594	0,2553
		3'	0,2350	0,2112	0,2044	0,2462	0,2253	0,2183	0,2080
		4'	0,3366	0,3179	0,3077	0,3860	0,3546	0,3402	0,3214
		5'	0,3666	0,3451	0,3341	0,4180	0,3724	0,3628	0,3547
	12-9-64	2	0,1969	0,1889	0,1826	0,2144	0,2002	0,1957	0,1910
		4	0,1760	0,1741	0,1683	0,2026	0,1863	0,1802	0,1754
		2'	0,2082	0,2002	0,1936	0,2466	0,2260	0,2180	0,2100
		4'	0,1941	0,1643	0,1588	0,1855	0,1728	0,1642	0,1601

Tableau E - Expériences de réalimentation (R) au 3ème jour.

Données brutes de poids et de thermogenèse relative.

		Thermogenèse			Poids		
n° des Vers		C en % de A	C en % de B	D en % de C	C en % de A	C en % de B	D en % de C
5-9-64	3	73,55	254,73	48,34	113,00	125,92	92,47
	4	82,52	165,58	54,12	110,21	122,28	92,14
	5	120,96	357,14	57,00	112,80	122,58	89,75
	3'	70,95	257,86	76,25	104,76	120,45	91,51
	4'	88,59	208,75	60,77	114,67	125,44	91,86
	5'	83,33	230,49	72,61	114,02	125,11	89,09
12-9-64	2	86,39	204,67	48,84	108,88	117,41	93,37
	4	64,61	214,91	55,00	115,11	120,38	91,95
	2'	74,00	139,82	48,72	118,44	127,37	91,64
	4'	59,03	171,50	48,85	95,56	116,81	93,15

A : Thermogenèse ou poids au début de l'expérience

B : Thermogenèse ou poids avant réalimentation

C : Thermogenèse ou poids après réalimentation

D : Thermogenèse ou poids 24 h. après réalimentation

Tableau F - Expériences de réalimentation au 3ème jour.

Pourcentages variés.

		Thermogénèse			Poids		
		C en % de A	C en % de B	D en % de C	C en % de A	C en % de B	D en % de C
no des Vers							
12-6-64	4	99,50	203,06	49,50	107,60	118,41	89,17
	4'	79,03	240,98	53,73	95,92	106,43	88,99
18-6-64	4	52,26	192,15	66,32	101,42	118,13	96,82
	5	61,19	251,02	55,28	105,70	122,88	96,66
	3'	112,30	229,92	54,79	108,17	119,40	95,48
	4'	47,25	175,75	-	98,14	116,73	97,10
	5'	52,76	205,75	66,65	101,17	120,37	96,38
12-9-64	1	47,58	163,53	51,34	100,71	118,41	90,66
	3	73,02	177,97	66,20	107,80	118,94	90,04
	1'	67,00	149,01	60,94	126,47	148,20	87,72
	3'	69,11	291,26	61,84	105,41	124,47	90,99

A, B, C, D : mêmes légendes qu'au tableau F.

Tableau G - Expériences de réalimentation au 4ème jour.
Pourcentages variés.

Thermogenèse				Poids		
no des Vers	C en % de A	C en % de B	D en % de C	C en % de A	C en % de B	D en % de C
1	97,79	327,36	50,80	99,06	119,48	93,15
2	120,68	302,88	42,22	114,41	128,00	92,09
3	112,09	302,17	53,95	116,80	130,55	93,44
1'	136,98	294,11	55,00	102,85	120,77	91,77
2'	112,02	315,38	48,04	115,17	129,21	92,69
3'	118,71	351,23	56,94	106,90	121,65	93,97

A, B, C, D : mêmes légendes qu'au tableau F.

Tableau H - Elevage sur scorsonère.
Expériences de réalimentation au 3ème jour.
Pourcentages variés.

B I B L I O G R A P H I E

- (1) BALÁZS (A), KOVÁTS (Z), BURG (M) - 1962 - Biochemical analysis of pre-mortal involution processus on aphagus imagines.
Acta. Biol. Acad. Sc. Hung., 13, 2, 169-176.
- (2) KOPEČ (S) - 1924 - Studies on the influence of inanition on the development and the duration of life in insects.
Biol. Bull., 46, 1-22.
- (3) BALLI (A) - 1938 - Osservazioni biologiche sulla inanizione nel Bombyx mori (L.).
Rivista di Biologia, Perugia, Vol XXV.
- (4) BOUNHIOL (J.J.) - 1938 - Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lepidoptères (Thèse).
Bull. Biol. Fr. et Belg., supplément XXIV, Paris.
- (5) LEGAY (J.M.) - 1952 - Le jeûne absolu et son influence sur la mue chez le Ver à soie.
Ann. Epiphyties, 3, 309-313.
- (6) LEGAY (J.M.) - 1952 - Expériences de jeûne absolu au cours du dernier âge de la vie larvaire chez Bombyx mori (L.).
C. R. Acad. Sc., 234, 885-888.
- (7) LEGAY (J.M.) - 1955 - La prise de nourriture chez le Ver à soie.
Thèse Paris.
- (8) LECLERCQ (J) - 1949 - Nouvelles recherches sur la physiologie de l'inanition chez Tenebrio molitor (L.).
Arch. Int. Phys., LVII, 2, 173-184.

- (9) HADDOW (A) - 1941 - The influence of nutrition on egg production and longevity in unmated female body lice Pediculus humanis corporis.
Parasitology, 33, 40-46.
- (10) GRISON (P), LE BERRE (J.R.) - 1953 - Quelques conséquences physiologiques de l'inanition chez l'imago de Leptinotarsa decemlineata (SAY).
Rev. Path. Veget. et Entomol. Agric. Fr., XXXII, 2, 73-86.
- (11) BAUD (L) - 1955 - Diplôme d'Etudes Supérieures.
Revue du Ver à soie, 7, 2, 75-157.
- (12) LUDWIG (D) - 1950 - The metabolism of starved nymphs of the grasshopper Chortophaga Viridifasciata (de GEER).
Physiol. Zool., 23, 41-47.
- (13) NEWTON (C.J.) - 1954 - Effects of starvation on composition of Japanese beetle larvae (Popillia japonica NEWMANN).
Physiol. Zool., 27, 248-258.
- (14) MELLANBY (K) - 1932 - The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealworm (Tenebrio molitor L.).
Proc. Roy. Soc. London, III, 376-390.
- (15) BAUD (L) - non publié.
- (16) CHAUVIN (R) - 1956 - Physiologie de l'Insecte.
Inst. Nat. de la recherche agron., Paris, 145-220.
- (17) JACQUOT (R), LE BARS (H), LEROY (A.M.), SIMONNET (H) - 1961 - Données générales sur la nutrition et l'alimentation.
II, 2, 1277-1361.
Paris, Bailliere & Fils.
- (18) BIALASZEWICZ (K) - 1933 - Thermogenèse pendant la période de croissance larvaire et la métamorphose de Lymantria dispar L.
Arch. Int. Phys., 37, 1-15.
- (19) BALZAM (N) - 1933 - Relation entre la chaleur dégagée et les échanges respiratoires au cours du développement post-embryonnaire des insectes.
Arch. Int. Phys., 37, 317-328.

- (20) PRAT (H) - 1954 - Analyse micro-calorimétrique des variations de la thermogénèse chez divers insectes.
Can. J. of Zool., 32, 172-197.
- (21) PRAT (H) - 1956 - Régimes de la thermogénèse chez la blatte américaine.
Rev. Can. de Biol., 14, 360-398.
- (22) CALVET (E), PRAT (H) - 1956 - Microcalorimétrie. Applications physicochimiques et biologiques.
Paris, Masson & Cie.
- (23) ROMIJN (C), LOKHORST (W) - 1964 - Some aspects of poultry metabolism.
Zbl. Veter Med. Reihe A. Deutschland, 11, 4, 297-314.

Vu :

Les Membres du Jury,

MM. NIGON

LAVIOLETTE

LEGAY

Vu et approuvé

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. BRACONNIER

Vu et accordé le permis d'imprimer :

LYON, le 9 juin 1965

Le Recteur,

Président du Conseil de l'Université,

P. LOUIS

